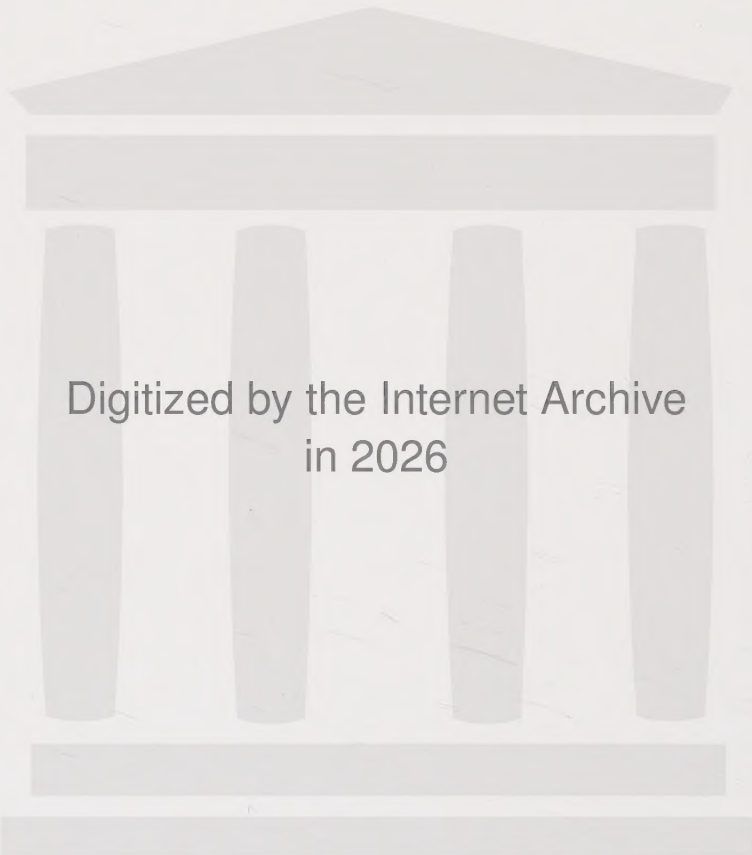


done
Leiden 1932
Duplicat
Lange Medical Library

OPTISCHE REACTIES VAN DUIVEN
ZONDER GROOTE HERSENEN

J. VISSER

Leiden



Digitized by the Internet Archive
in 2026

OPTISCHE REACTIES VAN DUIVEN ZONDER
GROOTE HERSENEN.

N.V. BOEK- EN STEENDRUKKERIJ EDUARD IJDO. — LEIDEN.

OPTISCHE REACTIES VAN DUIVEN ZONDER GROOTE HERSENEN

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN
GRAAD VAN DOCTOR IN DE GENEESKUNDE
AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE LEIDEN, OP
GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS
DR. J. J. BLANKSMA, HOOGLEERAAR IN DE
FACULTEIT DER WIS- EN NATUURKUNDE,
VOOR DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE TE
VERDEDIGEN OP DONDERDAG 16 JUNI 1932,
DES NAMIDDAGS TE 4 UUR,

DOOR

JAN VISSER

GEBOREN TE VLAARDINGEN.



AAN DE NAGEDACHTENIS VAN
MIJN VADER.

AAN MIJNE MOEDER.

VOORWOORD.

Het verschijnen van dit proefschrift biedt mij een gaarne aangegrepen gelegenheid, U, Hooggeleerden en Docenten van de Medische en Philosophische Faculteit der Leidsche Universiteit, mijn hartelijken dank te betuigen voor het van U genoten onderwijs.

Zeër veel dank ben ik verschuldigd aan U, Hooggeleerde Rademaker, Hooggeachte Promotor. Wanneer ik, bij de bewerking van dit proefschrift, Uw hulp inriep, aarzeldet Gij nimmer die te geven. Indien zich moeilijkheden voordeden wist Gij steeds, op een eenvoudige en heldere manier, mij den weg te wijzen. Uw vriendelijke aanmoediging, naast Uw hartelijke belangstelling, waren een aansporing mijn werk te voleindigen. Met genoegen zal ik steeds aan de aangename en leerzame jaren, in Uw Laboratorium doorgebracht, terug denken.

Hooggeleerde Van der Hoeve, U dank ik voor de vriendelijkheid, waarmede Gij mijn arbeid zijt tegemoet getreden en voor de hulpvaardigheid, die ik van U mocht ondervinden.

Hooggeleerde Bok, U ben ik erkentelijk voor de medewerking bij het vervaardigen der seriecouples.

Een woord van hartelijken dank breng ik aan Prof. Dr. B. Brouwer en Dr. J. ten Cate te Amsterdam voor het microscopisch onderzoek, ten behoeve van dit proefschrift welwillend verricht.

Zeër aangenaam is het mij, U, Zeergeleerde Hoogerwerf, mijn dank te betuigen voor de vele blijken van vriendschap, die ik van U mocht ontvangen en voor de wijze waarop Gij mij zoowel in de studie als daarbuiten steeds met Uw raad en hulp terzijde stond.

Zeergeleerde Marx. Ook U dank ik voor de hulp, mij bij de bewerking van dit proefschrift verleend.

U, Zeergeleerde Bergansius, ben ik erkentelijk voor de vriendelijk-

heid en hulpvaardigheid, waarmede Gij mij bij het laboratorium werk zijt tegemoet getreden.

Aangename herinneringen heb ik ook aan den vriendschappelijken omgang met U, Collega Gelderblom.

Niet gaarne zou ik dit voorwoord eindigen, alvorens mijn dank te betuigen aan het personeel van het Physiologisch Laboratorium. Nimmer deed ik op een van hen tevergeefs een beroep. In het bijzonder den heer R. P. de Graaf komt een woord van dank toe voor de uitstekende wijze waarop hij voor de proefdieren heeft gezorgd.

I N H O U D.

Inleiding	Blz. 1
---------------------	-----------

HOOFDSTUK I.

Techniek van het onderzoek.

1. De operatie	2
2. Een en ander over het gedrag der proefdieren	5
3. Behandeling der proefdieren na de operatie	10
4. Invloed van het al of niet voederen op den bewegings- drang van vogels zonder groote hersenen	10

HOOFDSTUK II.

Oogknip- en pupilreacties.

1. Oogknipreacties	13
2. Pupilreacties	14
a. Pupilreactie op invallend licht	14
b. Pupilvernauwing bij het naderen met een voorwerp	15

HOOFDSTUK III.

Optische nystagmus en nanystagmus en de invloed van optische prikkels op den labyrinthairen nystagmus en nanystagmus van den kop.

A. Optische nystagmus en nanystagmus van den kop.	18
Ia. Horizontale optische kopnystagmus in zijwaartsche richting	18
IIa. Nanystagmus na den zijwaartschen kopnystagmus	23
IIIa. Horizontale optische kopnystagmus in voor- en achterwaartsche richting	24
IVa. Rotatoire optische kopnystagmus	28
Va. Verticale optische kopnystagmus	30
B. Invloed van optische prikkels op den labyrinthairen draainystagmus en draainanystagmus van den kop	31

HOOFDSTUK IV.

Photokinetische en phototrope reacties.

1. Invloed van licht op den bewegingsdrang en op de richting bij het loopen	41
2. Invloed van licht op het vliegen van duiven zonder groote hersenen	42
3. Invloed van zeer sterk licht op de reacties van duiven zonder groote hersenen	45
4. Waarnemingen bij het naderen van duiven zonder groote hersenen tot een lichtbron	46
5. Invloed van het lichtcontrast op de reacties van duiven zonder groote hersenen	49
6. Beschouwing omtrent de reacties op licht van hoogere en lagere dieren	51

HOOFDSTUK V.

Uitwijkreacties.

1. Uitwijken voor hindernissen tijdens loopen en vliegen . .	57
2. Reacties op naderende voorwerpen	63

HOOFDSTUK VI.

Reacties onder invloed van afstand.

1. Invloed van den afstand op de keuze van een steunpunt	73
2. Niveauschatting	78
a. Reacties bij het naderen van den rand van een verheven onderlaag	78
b. Vliegen of springen naar lager gelegen vlakken . .	84

HOOFDSTUK VII.

Over het al of niet „zien” van vogels zonder groote hersenen	94
Slothbeschouwing	106
Protocollen	112
Literatuur	170
Stellingen.	

INLEIDING.

Het hier volgend onderzoek heeft ten doel na te gaan, in hoeverre de *reacties, die vogels na extirpatie der groote hersenen nog vertoonen, door optische prikkels worden beïnvloed*. Om te kunnen besluiten, dat werkelijk optische prikkels de waargenomen verschijnselen veroorzaken, is, behalve met duiven zonder groote hersenen, bovendien geëxperimenteerd met duiven zonder oogen, met duiven zonder groote hersenen en doorgesneden nervi optici, alsmede met duiven, waarbij behalve de groote hersenen tevens de oogen geëxstirpeerd zijn. Bovendien is voor het controleeren van bestaande opvattingen, of voor het uitsluiten van bepaalde invloeden gebruik gemaakt van duiven, waarbij de groote hersenen halfzijdig geëxstirpeerd zijn, en van duiven zonder groote hersenen, waarbij slechts een der oogen is weggenomen. Verder is, om eenige bepaalde reacties na te gaan, welke bij duiven moeilijk te onderzoeken zijn, ook een onderzoek ingesteld bij een aantal normale kippen en kippen zonder groote hersenen. Dat in hoofdzaak duiven voor dit onderzoek zijn gebruikt, vindt zijn oorzaak eensdeels in het feit, dat deze dieren steeds verkrijgbaar en beter in leven te houden zijn, anderdeels, dat zij gemakkelijk hanteerbaar zijn, terwijl zij zich uitstekend leenen voor de verschillende experimenten. Grootere vogels zijn lastig te voeren, kleinere voor het onderzoek minder geschikt, omdat de moeilijkheden van de hierna te beschrijven operatie bij hen zeer groot worden.

HOOFDSTUK I.

TECHNIEK VAN HET ONDERZOEK.

1. De operatie.

Nadat de dieren 18 uren te voren niet zijn gevoed, brengt men ze onder narcose, door een cylindervormig glaasje, waarin zich een in aether gedrenkt watje bevindt, over den snavel te schuiven. Zoodra het dier in narcose is, worden de veeren van den kop met een kromme schaar weggeknipt en de huid van den kop met een lengte-snede in de mediaanlijn gekliefd. Deze snede loopt vanaf het midden van de lijn, die de beide achterste oogranden verbindt, naar achteren tot voorbij de aanhechtingsplaatsen der nekspieren. De wondranden worden uit elkaar gehouden en met een scherp mesje het periost van het schedeldak geschrapt. Men maakt nu met de punt van het mesje aan beide zijden van de mediaanlijn een zoodanige opening in het schedeldak, dat gemakkelijk een kleine knabbeltang tusschen schedeldak en dura is in te brengen. Nu wordt eerst aan de eene zijde, daarna aan de andere zijde het bot verwijderd tusschen den voorsten en achtersten dwarsen schedelnaad, en wel zoodanig, dat een smalle beenstrook in de mediaanlijn, loopende juist boven den sinus longitudinalis, gespaard blijft. Naar de zijkanten toe is de verwijdering van het bot niet scherp begrensd. Met een kleine sonde wordt dan het resteerende mediane beenbalkje voorzichtig van de dura losgemaakt en eveneens weggenomen, vervolgens de dura dwars ingeknipt en naar voren en naar achteren over de beenranden omgeslagen, waarna de beide hersenhelften achtereenvolgens op de volgende wijze worden verwijderd. Met een vinder (afb. 1a) tilt men in de mediaanlijn de hemisfeer met corpus striatum van achteren op en schuift deze naar voren en lateraal.

Hierdoor komt de pedunculus cerebri als een dun steeltje te voorschijn. Met een spatel (afb. 1b) wordt nu de pedunculus cerebri



Afb. 1.

Instrumenten voor de verwijdering der groote hersenen.

- a. Vinder, waarmede het corpus striatum wordt opgetild.
- b. Spatel voor het doorsnijden van de pedunculi cerebri.

zoo dicht mogelijk langs den thalamus opticus doorgesneden en hemisfeer met corpus striatum uit de schedelholte gelicht. Onmiddellijk na de eerste verwijderd men de andere hersenhelft op dezelfde wijze, waarna men het terrein met kleine tuffers bloedleeg maakt en vervolgens nagaat, of inderdaad de groote hersenen volkomen verwijderd zijn. Tenslotte worden de wondranden omhoog getild en de wond met agraves gesloten.

Bij eenige dieren zijn voor het sluiten van de wond de nervi optici in de schedelholte doorgetrokken. Men kan dit gemakkelijk op de volgende wijze doen. Nadat beide hersenhelften verwijderd zijn en het terrein bloedleeg gemaakt is, wordt met een vinder (afb. 1a) de thalamus opticus een weinig omhoog en naar achteren geduwd. Een scherp haakje wordt nu onder den nervus opticus gebracht en de zenuw in tweeën getrokken.

Bij nog eenige andere dieren zijn behalve de groote hersenen tevens de beide oogen geëxstirpeerd. Hiertoe worden met een krom schaartje eerst de conjunctiva en vervolgens alle spiertjes van den oogbol losgeknipt, zoodat deze alleen nog aan den nervus opticus bevestigd is. Nu wordt met een pincet de oogbol naar voren getrokken en de nervus opticus eveneens doorgeknipt, daarna de oogbol ver-

wijderd en met een tupfertje de eventueele bloeding tot staan gebracht.

De op bovenbeschreven wijze uitgevoerde exstirpatie der groote hersenen, heeft, in tegenstelling met de opgaven van andere onderzoekers, een zeer geringe mortaliteit. Als voornaamste doodsoorzaken der duiven worden steeds opgegeven het groote bloedverlies en de kans op infectie. Om het eerste tegen te gaan, raadt men aan, de schedelholte, zoodra de groote hersenen zijn verwijderd, met koud gedestilleerd water door te spoelen. Van deze methode werd echter niet veel succes gezien. Bovendien is niet uitgesloten, dat de plotselinge afkoeling en de kracht van het instroomende water een nadeeligen invloed uitoefenen op de resteerende deelen van het zenuwstelsel. Ook wordt aangeraden, na de verwijdering der hemisferen bloedstelpende middelen, zooals ijzerchloride, of ook wel een stukje spier, in de operatiewond te brengen. Maar ook hiervan zagen wij weinig resultaat. Wanneer de bloeding heftig is, houdt zij ondanks deze middelen niet op, voordat de schedelholte geheel met bloed gevuld is. In den regel is echter bij voorzichtig praepareeren de bloeding niet van dien aard, dat zij tot den dood voert, of een goed overzicht van het operatieterrain onmogelijk maakt. Met behulp van kleine watten tuffers kan men bijna steeds de bloeding voldoende meester worden voor een goede orientatie in de schedelholte. Wil men echter de operatie zoo goed als zonder bloeding ten einde brengen, dan verdient het aanbeveling, alvorens met de exstirpatie te beginnen de carotiden tijdelijk af te klemmen. Voor het praepareeren van deze vaten wordt aan den hals een lengtesnede in de mediaanlijn gemaakt. Men praepareert nu vrij tot op de fascie van de diepe halsspieren, waaronder men, in de spieren verborgen, de carotiden aantreft. Het groote bezwaar van dit hulpmiddel is, dat de wond aan den hals tijdens het voederen steeds weer wordt aangeraakt, daardoor vaak open gaat en slecht geneest.

Wat de kans op infectie betreft, dient opgemerkt, dat deze bij uitsluitende exstirpatie der groote hersenen, wanneer van steriele instrumenten gebruik wordt gemaakt, gering is, daarentegen exstirpatie der oogen ondanks alle voorzorgen herhaaldelijk wordt gevolgd door een allerheftigste ontsteking in de orbita, welke maanden lang kan duren.

2. Een en ander over het gedrag der proefdieren.

Duiven zonder groote hersenen zitten meestal, zoodra ze uit de narcose komen, overeind in een zeer eigenaardige houding. Deze houding, welke ook Schrad er van zijn proefdieren beschrijft, bestaat daarin, dat de dieren den staart spreiden, de veeren opzetten, den kop intrekken, en de oogen sluiten. De duiven krijgen hierdoor een heel ander aanzien, lijken korter, dikker en ineengedrongen, zooals afb. 2 duidelijk vertoont. De



Afb. 2.

Duif zonder groote hersenen in den typischen pathologischen ruststand met ingetrokken kop, gesloten oogen, opgezette veeren en breed uitgespreiden staart.

dieren blijven zoo uren lang onbeweeglijk zitten en maken den indruk, dat zij slapen. Het is merkwaardig, dat die duiven, welke dezen typischen stand, door F l o u r e n s aangeduid als de klassieke houding van vogels zonder groote hersenen, direct na de operatie vertoonden, steeds de dieren bleken te zijn, waarbij de operatie goed gelukt was en die het langst in leven bleven. Trad deze



Afb. 3.

toestand dan ook bij de geopereerde dieren op, dan werd dit steeds met vreugde begroet. Andere bleven na de operatie liggen met gespreide vleugels den kop maximaal achterovergestrekt, de pooten krampachtig in buigstand opgetrokken, en met den staart recht omhoog. Deze dieren stierven meestal in de eerste dagen na de operatie. Bij hen was òf een sterke bloeding opgetreden, zooals vaak reeds aan het uitpuilen der schedelhuid zichtbaar was, òf bleek bij sectie de hersenstam sterk gelaedeerd te zijn.

Weer andere dieren vertoonden na de operatie heftig braken, waardoor niet zelden een reeds opgehouden bloeding opnieuw begon, hetgeen den dood tengevolge had.

Van de vogels, waarbij de operatie goed gelukt was en die den beschreven eigenaardigen stand aannamen, bleven eenige dezen stand slechts enkele dagen, andere daarentegen hem maanden lang behouden. Tenslotte verdween echter steeds dit eigenaardige beeld met de opgezette veeren en den breed uitgespreiden staart. Wel vertoonden de dieren ook dan nog bij tijden een op slaap gelijkenden toestand, waarbij zij den kop eveneens introkken, de oogen sloten en geen enkele beweging maakten, maar de veeren bleven glad tegen elkaar en de staart

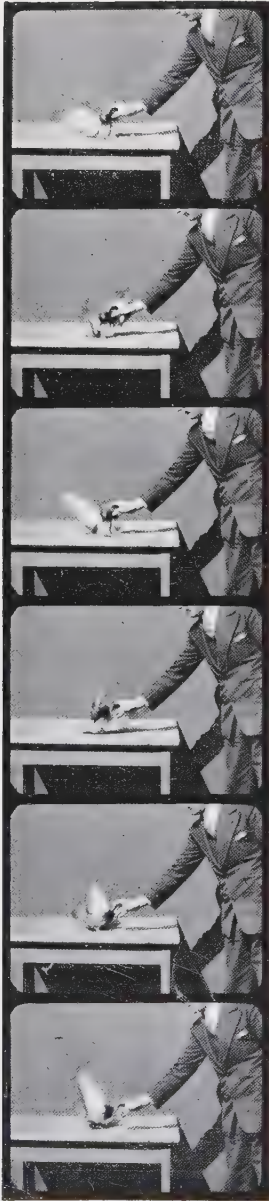
Duif zonder groote hersenen.

Trekt men aan den linker vleugel, dan zet het dier zich schrap naar links, klapwiekt met den rechter vleugel, wendt den kop naar rechts, tracht zich los te rukken en naar rechts weg te vluchten.

werd niet uitgespreid. Zij vertoonden dan dus de houding, die ook normale duiven tijdens den slaap aannemen. Bij sommige dieren werd reeds in de eerste dagen na de operatie de eigenaardige, op slaap gelijkende toestand tijdelijk onderbroken. Zij begonnen ineens te loopen, soms maar enkele pasjes, om daarop weer in den vorigen toestand te vervallen, soms schenen zij onvermoeibaar en liepen uren lang de zaal rond.

Pakt men een dergelijk rondlopend dier aan een vleugel, dan probeert het zich los te rukken (afb. 3). Trekt men het aan den kop, dan krabbelt het achteruit en zet zich naar voren schrap (afb. 4), trekt men het aan den staart, dan loopt het vooruit, en slaat met de vleugels (afb. 5). Drukt men op den rugkant van de teenen, dan wordt de poot opgetild. Zet men het dier op een schuinstaande plank met den kop tegen de helling op, dan loopt het naar boven (afb. 6 en 7). De afweer- en correctiebewegingen zijn dus behouden.

Vogels zonder groote hersenen, waarbij tevens de nervus opticus in de schedelholte is doorgesneden, of de oogbollen zijn geëxstirpeerd, vertoonen eveneens vaak de beschreven eigenaardige rusthouding. Wat het sterkst opvalt, is de veel geringere bewegingsdrang, dien zij vertoonen. Zij loopen hoogstens enkele passen vooruit, voorzichtig en onzeker. Meestal echter draaien zij alleen wat in het rond, om plotseling enkele pasjes met een zeer snel tempo rechtuit te loopen. De correctie- en afweerbewegingen worden minder intensief gemaakt dan bij vogels, waarbij uitsluitend exstirpatie der groote hersenen heeft plaats gehad. Vogels, waarvan alleen de oogbollen geëxstirpeerd zijn, komen eveneens slechts zelden tot een spontaan loopen. Meestal vindt men ze op de plaats, waar men ze heeft neergezet, nog dagen later zitten. Wanneer zij zich voortbewegen, bestaat dit meestal alleen uit op de plaats ronddraaien om een verticale as, soms plotseling afgewisseld met enkele pasjes vooruit. Andere keeren loopen ze echter door tot ze tegen deze of gene hindernis botsen.



Afb. 4.

Duif zonder groote hersenen.
Wordt het dier aan den kop ge-
trokken, dan zet het de pooten
naar voren schrap, slaat met de
vleugels en krabbelt achteruit.



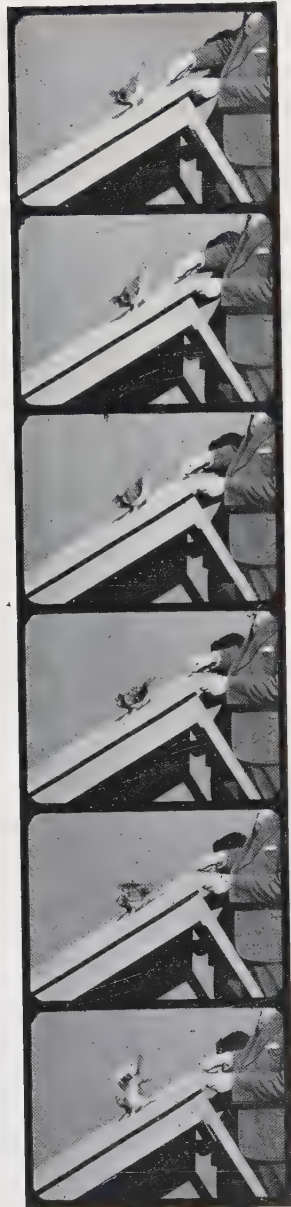
Afb. 5.

Duif zonder groote hersenen.
Bij trekken aan den staart zet het
dier zich naar achteren schrap,
slaat met de vleugels en tracht
voorwaarts te loopen.



Afb. 6.

Duif zonder groote hersenen.
Op een schuin staande tafel geplaatst met den kop tegen de helling op, loopt en fladdert het dier naar boven.



Afb. 7.

Duif zonder groote hersenen.
Op een schuin staande tafel geplaatst met den kop gericht naar het lage einde der tafel, zet het dier de pooten naar voren schrap en klapt met de vleugels, om het afglijden tegen te gaan.

3. Behandeling der proefdieren na de operatie.

De eerste 24 uur na de operatie kregen de dieren uitsluitend water, om het vochtverlies te compenseeren en verder, om het braken tegen te gaan. Den volgenden dag kregen de dieren wat geweekt brood en den derden dag geweekte kleine zaadjes. Van nu af werden de dieren regelmatig met gekiemde zaden tweemaal daags gevoederd, terwijl in het water, dat ze er bij kregen, wat kalk en een weinig zand werden gedaan. Volgens Schrader gingen zijn proefdieren na 6 weken tot twee maanden onder verschijnselen van algemeene uitputting en sterke atrophie der borstspieren te gronde.

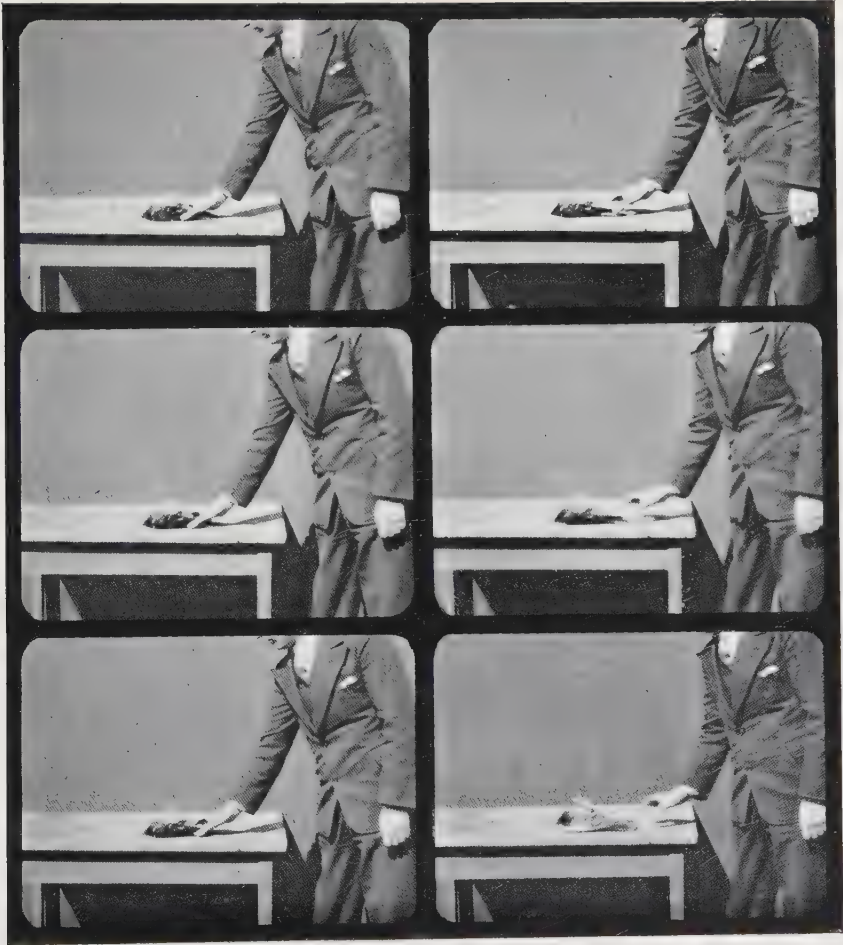
Het gelukte ons, de dieren jaren lang in leven te houden, wat waarschijnlijk aan de voeding met kiemende zaden en toediening van kalk en zand moet worden toegeschreven. Gedurende de Kerstvacantie 1929 ging ook bij ons een aantal dieren, die 6—8 weken te voren geopereerd waren, aan cachexie te gronde. Het gewicht der dieren was daarbij van 375 op 250 gram teruggelopen. In dezen vacantiетijd geschiedde het voeden zonder toezicht en door een bediende, die dit niet gewoon was te doen. Waarschijnlijk is in dezen tijd ook geen kiemend zaad gegeven.

4. Invloed van het al of niet voederen op den bewegingsdrang van vogels zonder groote hersenen.

Worden de dieren regelmatig tweemaal per dag gevoederd, dan zitten ze bijna voortdurend rustig met ingetrokken kop en gesloten oogen. In dezen toestand reageeren de dieren nagenoeg niet op verschillende prikkels en vertoonen geen bewegingsdrang. In rugligging gebracht, richten sommige van de dieren zich dan zelfs niet op (afb. 8). Ook op optische prikkels zijn dan geen duidelijke reacties waarneembaar.

Geheel anders wordt dit, als men het voederen één of meerdere dagen overslaat. De dieren beginnen dan te loopen en wel des te sneller, naarmate het voederen langeren tijd is uitgesteld. De passieve houding heeft nu plaats gemaakt voor een groote activiteit. De dieren loopen nu voortdurend rond, koeren, pikken naar

den grond, of tegen het gaas van de kooi. Afweer- en correctiebewegingen worden sneller en levendiger gemaakt. Alle waarnemingen, die in de volgende hoofdstukken beschreven worden, zijn in deze periode van verhoogde prikkelbaarheid tengevolge



Afb. 8.

Duif zonder groote hersenen in den weinig prikkelbaren toestand na toediening van voedsel. Het dier, in rugligging gebracht, richt zich niet op.

van voedselonthouding gedaan. Het verschijnsel, dat door hongeren alle reacties levendiger en sneller verloop, is o. a. ook door Pawlow, Beritoff, Podkopaew beschreven.

Ook de dieren, waarbij de oogen geëxstirpeerd, of de nervi optici doorgesneden zijn, vertoonden tijdens den hongertoestand deze verhoogde prikkelbaarheid en het sterker reageeren op aanvatten. Merkwaardigerwijze echter niet in even sterke mate den verhoogden bewegingsdrang.

HOOFDSTUK II.

OOGKNIP- EN PUPILREACTIES.

1. Oogknipreacties.

Een knippen der oogleden is normaliter op te wekken, ten eerste door prikkeling van de cornea, conjunctiva of van de omgeving van het oog, ten tweede door het laten vallen van licht op het oog, en ten derde door het maken van dreigbewegingen.

De oogknipreactie op aanraken der cornea is zoowel bij intacte, als bij duiven zonder groote hersenen aanwezig. *Ook op het invallen van schel licht vertoonen deze laatste evenals normale een dichtknippen der oogleden aan beide zijden*, hetgeen niet meer het geval is, als tevens de beide nervi optici doorsneden zijn.

Daarentegen kon geen reactie der oogleden geconstateerd worden op dreigbewegingen. Dit is in overeenstemming met de waarnemingen op zoogdieren zonder groote hersenen. Onderzoekingen van Rademaker en Gelderblom hebben aangetoond, dat het reflexmechanisme van deze reactie bij katten in de schors der groote hersenen is gelegen¹⁾.

Ook bij normale duiven is de knipreactie op dreigbeweging buitengewoon moeilijk aan te toonen, daar de „spontane” knipbewegingen bij deze dieren zeer snel op elkaar volgen, terwijl het knippen der oogleden meestal geheel geremd is, zoodra men de dieren beetpakt of jaagt. Kippen knippen „spontaan” minder frequent met de oogleden dan duiven, echter is de remming door beetpakken der dieren eveneens sterk.

Men dient den door de hand bij dreigbeweging gemaakten luchtstroom uit te schakelen, door de dieren achter een glasplaat te onderzoeken, daar anders een knipreactie ten gevolge van prikkeling der cornea door den luchtstroom optreedt.

¹⁾ G. G. J. Rademaker und J. J. Gelderblom. Der Zentrale Mechanismus des Blinzelreflexes auf Drohbewegungen. Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 1930.

2. Pupilreacties.

Vernauwing van de pupil kan bij duiven zonder groote hersenen opgewekt worden door invallen van schel licht en door nadering van één der oogen met een of ander voorwerp. Een onderzoek der pupilreacties is bij duiven, zoowel bij intacte, als bij groote-hersenslooze, zeer lastig. De oorzaak hiervan is, dat zoovele factoren invloed op de pupil uitoefenen. Pakt men een normale duif beet, dan ziet men vaak een eigenaardig oscilleeren, een alterneerend nauwer en wijder worden van de pupil, optreden. Deze reactie wordt niet waargenomen bij duiven zonder groote hersenen. Verder geeft aanraken der cornea een onmiddellijk nauwer worden van de pupil. Dit is zoowel bij normale, als bij duiven zonder groote hersenen, het geval. Weber¹⁾ constateerde bij normale vogels een sterke pupilvernauwing bij slechts lichten druk op den oogbol, terwijl Kieser²⁾ bij normale duiven een pupilvernauwing bij elken lidslag waarnam. Ook deze reacties zijn bij duiven zonder groote hersenen aan te toonen.

Genoemde reacties bemoeilijken een onderzoek op optische pupilbewegingen ten zeerste. Alleen door bij rustige proefdieren te onderzoeken en nauwkeurig alle bijkomstige factoren uit te sluiten, is het ons gelukt, bij normale duiven en duiven zonder groote hersenen pupilreacties op bepaalde optische prikkels aan te toonen

a. Pupilreactie op invallend licht.

Invallen van schel licht heeft, zoowel bij duiven als bij kippen zonder groote hersenen, een vernauwing der pupil ten gevolge. De pupilreactie op licht is dus aanwezig, wat niet het geval is, als beide nervi optici doorgesneden zijn. Andere onderzoekers (Goltz, Rothman, Dresel³⁾) vonden deze reacties ook bij zoogdieren zonder groote hersenen behouden.

¹⁾ Weber, E. H. Summa doctrinae de motu iridis. Lipsia 1851.

²⁾ Kieser, G. Ueber die Metamorphose des Thierauges. Ophtalmologische Bibliothek, herausgegeben vom D. Karl Himly, Deel II, blz. 73—124, 1803.

³⁾ Goltz, F. Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Tiere, Deel 14, blz. 412, 1876 en Deel 20, blz. 14, 1879.

Rothmann, M. Berliner Gesellschaft für Psychiatrie und Neurologie. Sitzung vom 10. Mai 1909. Dritte Jahresversammlung der Gesellschaft Deutscher Nervenärzte in Wien vom 17.—19. September 1909. Mendels Neurol. Centralblatt 1909, 28e Jaargang, blz. 614 en 1045.

Invallen van schel licht heeft tevens een lidslagreactie ten gevolge, waardoor ook reeds een pupilvernaauwing optreedt. De duur van de vernauwing echter toont aan, dat ze ook direct door het invallend licht veroorzaakt wordt. Immers de reactie als gevolg van den lidslag duurt maar kort, terwijl de vernauwing op licht blijft, zoolang het schelle licht op het oog valt.

Verlicht men slechts één der oogen, dan vernauwt toch ook de pupil van het andere oog, maar deze vernauwing is korter van duur en verdwijnt ondanks sterke verlichting van het andere oog.

Volgens Noll¹⁾ is de reactie bij normale duiven en duiven zonder groote hersenen consensueel. Daar de pupil van het niet verlichte oog rood oplicht, meent Steinach²⁾ daarentegen, dat de pupilreactie van het niet verlichte oog ontstaat door directe voortgeleiding van licht van het eene naar het andere oog. Zeer sterk voor de opvatting van Noll pleit een door hem waargenomen duif zonder groote hersenen, waarbij tevens eenzijdig de lobus opticus beschadigd was en het tegenoverliggende oog diensgevolge een lichtstijve pupil had. Deze pupil vernauwde zich niet bij directe verlichting en ook het andere oog vertoonde dan geen pupilvernaauwing. Daarentegen veroorzaakte verlichting van het goede oog niet alleen, dat de pupil van dit oog, maar ook de lichtstijve pupil van het andere oog zich vernauwde.

Deze waarneming maakt een consensuele reactie wel zeer waarschijnlijk, echter lijkt mij niet geheel uitgesloten, dat de reactie van het andere oog op den lidslagreflex berust. Voor dit laatste pleit mijns inziens eenigszins de kortere duur van de pupilreactie van het niet verlichte oog.

b. Pupilvernaauwing bij het naderen met een voorwerp.

Evenals Noll zagen wij, dat normale duiven en duiven zonder groote hersenen een pupilvernaauwing vertoonen bij naderen van

¹⁾ A. Noll. Ueber das Sehvermögen und das Pupillenspiel grosshirnloser Tauben. Archiv für Physiologie. Physiologische Abteilung des Archives für Anatomie und Physiologie. Herausgegeben vom Dr. Max Rubner, 1915.

²⁾ E. Steinach. Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Tiere, Deel 47, blz. 289, 1890.

het oog met een voorwerp ¹⁾). De reactie is niet consensueel, noch bij normale, noch bij de duiven zonder groote hersenen. Merkwaardig is, dat Noll wel een consensueele reactie zag bij een duif, waarbij slechts één hersenhelft was weggenomen.

„Es war dann immer so, dass die konsensuelle akkommodative Irisverengung auf dem der entfernten Hemisphäre gegenüber liegenden Auge zu beobachten war. Bedingung war nur, dass das betreffende Auge eine erweiterte Pupille hatte. Das war wie erwähnt nach der Operation manchmal vorübergehend der Fall ²⁾). Die Erweiterung der Pupille muss daher auf einer Herabsetzung des Sphinctertonus beruhen.“

Het is ons niet gelukt de consensueele reactie na halfzijdige exstirpatie der groote hersenen op te wekken. Ook lijkt ons de verklaring van Noll, dat het door hem waargenomen verschijnsel op een vermindering van den sphinctertonus zou berusten, weinig waarschijnlijk, daar bij duiven zonder groote hersenen de pupillen vaak aan beide zijden wijd zijn en toch geen consensueele reactie optreedt. Ook is moeilijk in te zien, waarom een oog met verminderden sphinctertonus eerder met een vernauwing van de pupil zal reageeren, als een oog met een normalen tonus van den sphincter.

Hierbij onderscheiden duiven zich van zoogdieren. Terwijl deze laatste na exstirpatie der groote hersenen bij nadering van het oog met een voorwerp geen pupilvernauwing vertoonen, treedt bij duiven zonder groote hersenen een duidelijke, niet consensueele, reactie op.

Samenvattend vertoonen dus duiven zonder groote hersenen:

a. *Een dichtknijpen der oogleden op invallen van scherp licht op het oog*, evenals op aanraken van de cornea, conjunctiva

¹⁾ Hierbij moet er op gelet worden, dat het voorwerp niet blinkend is en geen hel licht in het oog terugkaatst, verder, dat bij het naderen met een voorwerp geen schaduw op het oog valt, waardoor een tegengestelde reactie opgewekt kan worden.

²⁾ N.B. Ook na dubbelzijdige exstirpatie zijn de pupillen meestal de eerste dagen verwijd.

en omgeving van het oog, *daarentegen niet op voor het oog gemaakte dreigbewegingen.*

- b. *Een vernauwing van de pupil op invallen van scherp licht.* Deze vernauwing houdt aan, zoolang licht op het oog valt en gaat gepaard met een vernauwing van de pupil van het andere oog, welke echter slechts kort duurt. Of de pupilreactie van het laatste oog een consensueele is, staat nog niet geheel vast.
- c. *Een vernauwing van de pupil bij nadering van het oog met een voorwerp.* Deze vernauwing gaat niet gepaard met een vernauwing van de pupil van het andere oog.

HOOFDSTUK III.

OPTISCHE NYSTAGMUS EN NANYSTAGMUS EN DE INVLOED VAN OPTISCHE PRIKKELS OP DEN LABYRINTHAIREN NYSTAGMUS EN NANYSTAGMUS VAN DEN KOP.

A. Optische nystagmus ¹⁾ en nanystagmus van den kop.

Ia. *Horizontale optische kopnystagmus in zijwaartsche richting.*

Duiven zonder groote hersenen vertoonen, evenals normale, een optischen kopnystagmus.

Dit is merkwaardig, omdat men den optischen oognystagmus van zoogdieren meestal als uiting van een cerebraal proces beschouwt, dat optreedt, wanneer de dieren met meer of minder aandacht de bewegende objecten met de oogen volgen. Deze invloed van het hier als „aandacht” aangeduide cerebrale proces

¹⁾ De oognystagmus is hier buiten beschouwing gelaten, omdat bij duiven met hun nagenoeg onbeweeglijk in de orbita bevestigde oogbollen de geringe bewegingen der oogen zeer moeilijk zijn waar te nemen. Met zekerheid zijn deze bewegingen eigenlijk alleen vast te stellen met behulp van aan den gefixeerden kop aangebrachte toestellen. Hierdoor treedt echter meestal een dusdanige remming op, dat de invloed van optische prikkels niet, of nagenoeg niet tot uiting komt. Ook Ohm, Nordman en Lieou, alsmede Roelofs wijzen op het feit, dat bij een onderzoek van den optischen nystagmus de op deze wijze verkregen nystagmogrammen vaak onbetrouwbaar zijn. (Zie o.a. J. Ohm, Zeitschrift für Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde, Band 16, 4e Aflevering, blz. 521, 1926). Een nauwkeurig onderzoek omtrent het optreden van oognystagmus bij normale en labyrinthloze duiven vindt men bij Ewald, Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavius, Wiesbaden 1892.

is, zooals o.a. de Kleyn en Rademaker¹⁾ aantoonen, duidelijk bij honden waarneembaar. Rademaker en de Kleyn zagen, dat bij honden geen optische nystagmus optreedt, wanneer een strook papier met breede zwarte en witte verticale strepen voor de oogen bewogen wordt, wel daarentegen, wanneer voor het dier een draaischijf ronddraait, waarop een aantal konijnen geplaatst zijn. Op grond van zijn waarnemingen bij een vijftal patiënten met laesies van de hersenschors, waarbij de optische nystagmus totaal of eenzijdig verdwenen was, neemt Stenvers²⁾ aan, dat ook bij den mensch de optische nystagmus een cerebrale reflex is. Bij patiënten met cerebrale hemianopsie nam hij waar, dat de optische nystagmus naar de hemianoptische zijde niet meer op te wekken is. In overeenstemming hiermede zagen de Kleyn en Rademaker³⁾ bij een hond, waarbij de rechter hemisfeer der groote hersenen geëxstirpeerd was, dat deze, voor de draaischijf met daarop geplaatste konijnen gehouden, wel een optischen nystagmus vertoonde, indien de schijf zoo draaide, dat de konijnen van rechts in het gezichtsveld kwamen, daarentegen niet, als deze dieren voor den hond van links naar rechts bewogen.

Deze verschillende waarnemingen bewijzen, dat bij mensch en hond een cerebrale optische nystagmus bestaat. Dat daarnaevens ook een subcorticale optische nystagmus kan voorkomen, wordt echter door deze waarnemingen niet uitgesloten. Voor het bestaan van een subcorticalen optischen oognystagmus bij den mensch pleiten eenigszins de waarnemingen van Bartels, Borries, Nordman en Lieou⁴⁾. Deze onderzoekers konden optischen

¹⁾ De Kleyn en Rademaker. Experimenteel onderzoek van den optischen nystagmus. Verslag van de Nederlandsche Keel-, Neus- en Oorheelkundige Vereeniging. Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde 3/11 '28, blz. 5529.

²⁾ Stenvers, H. W. Ueber die klinische Bedeutung des optischen Nystagmus für die zerebrale Diagnostik. Schweizer Archiv für Neurologie und Psychiatrie, Deel XIV, aflevering 2, 1924.

³⁾ A. de Kleyn. Einige experimentell-klinischen Bemerkungen über die kalorische Reaction. Archiv für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilkunde, Dl. 122, blz. 171, 1929

⁴⁾ G. V. Th. Borries. Fixation und Nystagmus. Th. Linds, Copenhagen, 1926.

M. Bartels. Ueber corticale Augenabweichungen und Nystagmus sowie

nystagmus opwekken bij idioten, pasgeborenen en menschen in comateusen toestand.

Voor duiven is met zekerheid aangetoond, dat optische nystagmus subcorticaal tot stand kan komen.

Draait men een cylinder met verticale strepen om een duif zonder groote hersenen rond, dan treden rythmische bewegingen van den kop op. Deze bewegingen bestaan uit een langzaam gaan van den kop met den cylinder mee en een daarop volgend snel terug schieten in tegenovergestelde richting, waardoor de kop weer in den mediaanstand komt. De door ons gebruikte cylinder heeft een middellijn van 60 centimeter, terwijl de hoogte 50 centimeter bedraagt. Hij bestaat uit stevig wit teekenpapier en aan den binnenkant zijn zwarte strepen van 4 centimeter breedte, telkens op afstanden van 8 centimeter van elkander, aangebracht. Wordt inplaats van dezen cylinder een effen witte cylinder op dezelfde wijze om het dier heengedraaid, dan blijven de bewegingen weg. Ook treden ze niet op bij duiven, waarvan de oogen geëxstirpeerd zijn. Daarentegen wel, zooals Ewald¹⁾ aantoonde, bij duiven, waarbij dubbelzijdige labyrinthectomie is verricht. Uit deze waarnemingen volgt, dat optische prikkels bij duiven zonder groote hersenen rythmische bewegingen van den kop veroorzaken kunnen, welke bewegingen wij voortaan met optischen kopnystagmus zullen aanduiden²⁾. Om iets naders omtrent het mechanisme

über das motorische Rindenfeld für die Augen und Halswender. Klin. Monatschrift für Augenheilkunde, Dl. 62, blz. 673, 1919.

J. Nordman en Y. C. Lieou. Le Nystagmus-opto-cinétique. Revue d'Oto-Neuro-Ophthalmologie, Deel VI, No. 2, Febr. 1928, blz. 82.

¹⁾ Ewald. Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavus. Wiesbaden 1892, blz. 5.

²⁾ Behalve bij vogels is optische kopnystagmus door Loebl bij *Phrynosoma blainvilli* en door Trendelenburg en Kühn bij *Lacerta agilis* waargenomen. Ook deze dieren vertoonen typische rythmische bewegingen van den kop, wanneer ze met open oogen in een om hen heen roterenden cylinder met verticale strepen worden geplaatst.

Zie hierover: J. Loebl. Ueber die Summation heliotropischer und geotropischer Wirkungen bei den auf der Drehscheibe ausgelösten compensatorischen Kopfbewegungen. Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere 1907, Deel 116, blz. 365. Trendelenburg, W. en Kühn,

van dezen reflex te weten te komen, werd het optreden van optischen nystagmus bij duiven zonder groote hersenen onder verschillende omstandigheden onderzocht. Hierbij bleek, dat hij het duidelijkst optreedt, wanneer de gestreepte cylinder langzaam om het dier heendraait. De kop gaat dan eveneens langzaam mee uit den mediaanstand en schiet weer in dezen terug. Naarmate men de draaisnelheid grooter maakt, worden de bewegingen van den kop overeenkomstig sneller, om bij zéér groote snelheid echter op te houden. Men kan zich ter verklaring van deze feiten denken, dat de optische nystagmus ontstaat door een verschuiven van beeldjes over de retina, evenals Maxwell¹⁾ en Loeb dit aannemen ter verklaring van den optischen kopnystagmus bij *Phrygnosoma blainvilli* en *Lacerta agilis*, terwijl het ophouden der kopbewegingen bij snel draaien van den cylinder volgens deze opvatting, in analogie met de subjectieve gewaarwording van den mensch, door een samenvloeien der bewegende beeldjes tot een grijs geheel verklaard moet worden.

Hiermede in overeenstemming is de volgende waarneming. Neemt men inplaats van den door ons beschreven cylinder, een cylinder met strepen, die smaller zijn, b.v. afwisselend witte en zwarte strepen elk van 2 centimeter breedte, dan treden de kopbewegingen alleen bij zeer langzaam draaien op, terwijl ze bij iets snellere draaisnelheid al ontbreken. Bij deze laatste proefopstelling wordt het samenvloeien der beeldjes eerder bereikt.

Tegenover deze opvatting over het ontstaan van den optischen nystagmus kan men die van Ewald stellen. Ewald meent, dat de kopbewegingen ontstaan, doordat het dier een streep fixeert, deze met den kop volgt en daardoor zijn gezichtsveld en het beeld van de streep zoolang mogelijk onbeweeglijk houdt.

Het uitblijven van den nystagmus bij snel draaien van den cylinder moet dan berusten op de onmogelijkheid voor den kop, deze snelle bewegingen te volgen. Voordat de kop zich in be-

A. Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie des Ohrlabyrinthes der Reptilien. Archiv für Anatomie und Physiologie, 1908. (Physiologische Abteilung).

¹⁾ Maxwell, S. S. Labyrinth and Equilibrium. Philadelphia and London. J. B. Lippincott Company, blz. 57.

weging zet, is dan reeds het beeld van de volgende streep op de fovea aangekomen.

De volgende waarneming, hoewel ze de theorie van Maxwell en Loeb e. a. niet uitsluit, pleit voor deze opvatting.

Een witte cylinder, waarop aan de binnenzijde slechts één zwarte verticale streep van 4 cM. breedte is aangebracht, wordt om een duif zonder groote hersenen rondgedraaid. Telkens als de zwarte streep den kop van het dier passeert, beweegt deze mee, om daarna weer terug te schieten. Draait men de zwarte streep langzaam voorbij den kop, dan beweegt deze zich eveneens langzaam. Wordt de cylinder ineens stil gehouden, terwijl de kop nog maar weinig uit den mediaanstand afwijkt, dan houdt het meebewegen onmiddellijk op. *De kop blijft nu een oogenblik in de richting van de streep gericht*, om daarna echter weer in den mediaanstand terug te keeren. Wordt de cylinder daarentegen zeer snel om het dier heengedraaid, dan treedt geen nystagmus op. Het uitblijven van de kopbewegingen kan nu niet berusten op samenvloeien der witte en zwarte strepen en men moet in dit geval dus wel aannemen, dat de kop de snelle bewegingen van de streep niet kan volgen.

In het voorgaande werd zonder meer aangenomen, dat de kop alleen met de zwarte en niet met de witte strepen meegaat. Uit het volgende onderzoek blijkt, dat waarschijnlijk noch de zwarte, noch de witte strepen een meedraaien van den kop veroorzaken.

Wordt een aan de binnenzijde gedeeltelijk zwart geschilderde cylinder om een duif zonder groote hersenen langzaam rond gedraaid, dan treden geen reacties van den kop op, zoolang het zwarte of het witte gedeelte van den cylinder langs den kop van het dier gaat. Zoodra echter de grenslijnen tusschen zwart en wit voorbij gaan, beweegt de kop met den cylinder mee. Verdoezelt men de afscheidingslijnen, dan blijft het meegaan herhaaldelijk achterwege. Het is dus vooral de scherpe grens tusschen contrasten, die een meedraaien van den kop veroorzaken. Opgemerkt dient, dat reeds geringe verschillen in lichtintensiteit vaak een meegaan van den kop tengevolge hebben; hoe sterker het verschil, hoe regelmatig het meegaan echter optreedt.

IIa. *Nanystagmus na den zijwaartschen kopnystagmus.*

Wanneer men bij een duif zonder groote hersenen, welke den optischen nystagmus duidelijk vertoont, den gestreepten cylinder ineens stil laat staan, dan houden in den regel ook de reacties van den kop direct op en keert deze naar den mediaanstand terug. Een enkele maal wordt echter gezien, dat de kop na het stilhouden van den cylinder nog eenige reacties vertoont, en wel geheel gelijk aan den optischen nystagmus, dus de langzame bewegingen in de aanvankelijke draairichting van den cylinder, de snelle bewegingen tegengesteld. Het dier vertoont dus een nanystagmus, welke niet zooals de labyrinthaire nanystagmus tegengesteld, maar gelijk gericht is aan den voorafgaanden nystagmus. Deze nareacties treden soms ook op als het dier tijdens het draaien van den cylinder de oogen sluit. Duiven zonder groote hersenen vertoonen dus een optischen nanystagmus. Het is echter de vraag, of deze reacties een direct gevolg zijn en bijvoorbeeld op nawerking van de voorafgegangene bewegende optische prikkels berusten, of slechts een indirect gevolg zijn, en door de nystagmusbewegingen van den kop veroorzaakt worden. Ewald zag bij blinde duiven, dat de kop, wanneer men dezen met een hand vastpakt en dan rythmisch naar links en rechts beweegt, terwijl de bewegingen in de eene richting steeds snel, in de andere richting langzamer uitgevoerd worden, na loslaten eenige heen- en weergaande bewegingen maakt met snelle en langzame phase gelijkgericht aan de passieve. Wordt dus de passieve langzame beweging naar rechts uitgevoerd, dan is de langzame phase der nabeweging ook naar rechts gericht (Ewald's künstlicher Nystagmus). We zien hierbij dezelfde nareacties als na den optischen nystagmus en het is daarom niet uitgesloten, dat ook de optische nanystagmus door de voorafgaande nystagmus-bewegingen veroorzaakt wordt.

Volgens Ewald komt de door hem waargenomen „Künstlicher Nystagmus” door labyrinthprikkel tot stand, daar hij bij duiven zonder labyrinthen niet op te wekken is. Indien deze opvatting van Ewald juist is, kan door herhaling der proeven met labyrinthlooze duiven uitgemaakt worden, of de nareacties na den optischen nystagmus een gevolg zijn van de nystagmusbewegingen

en dan dus van labyrinthairen oorsprong zijn, of van een nawerking van de retina.

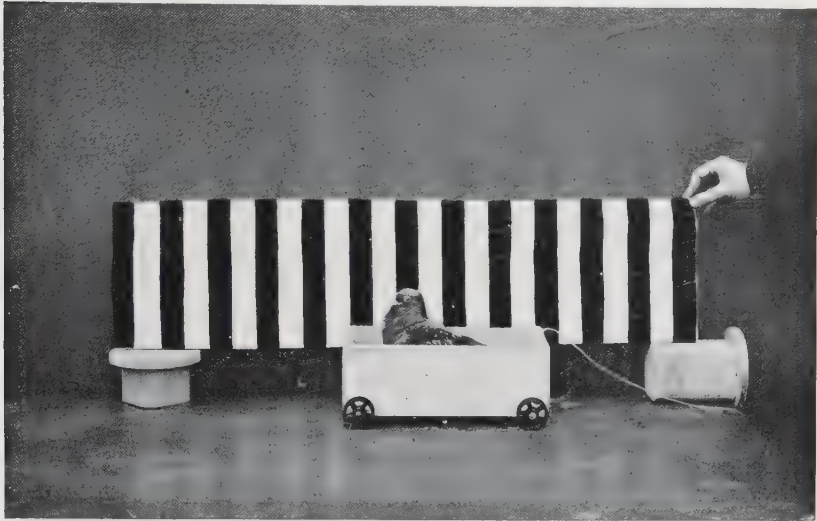
Een dergelijk onderzoek stuit echter op groote bezwaren. Want ten eerste is het uiterst moeilijk, duiven zonder groote hersenen na dubbelzijdige labyrinthectomie in leven te houden. Verder vertoonen de dieren den eersten tijd na de labyrinthexstirpatie zulke sterke stoornissen, dat een onderzoek op optischen nystagmus nagenoeg uitgesloten is. Buitendien worden bij de labyrinthexstirpatie de inserties van een aantal halsspieren aan den schedel sterk gelaedeerd, hetgeen vermoedelijk ook een storenden invloed op de reacties van den kop uitoefent. Maar het allergrootste bezwaar is het inconstante optreden van de nareacties na optischen nystagmus. Deze werden slechts bij heel enkele duiven zonder groote hersenen waargenomen. Het vaststellen, of de nareacties al of niet van labyrinthairen oorsprong zijn, zal daarom vermoedelijk waarnemingen bij een groot aantal duiven zonder groote hersenen en zonder labyrinthen vereischen, daar een niet optreden der nareacties niets met zekerheid omtrent hun oorsprong bewijst.

IIIa. Horizontale optische kopnystagmus in voor- en achterwaartsche richting.

In het voorgaande is uitsluitend gesproken over den horizontalen zijwaartschen nystagmus. Toch bestaan er behalve dezen, ook nog andere nystagmusvormen, waarvan in de eerste plaats de voor-achterwaartsche genoemd moet worden. Deze nystagmus bestaat uit typische kopbewegingen met een langzame en snelle phase in de richting van de lengteas van het dier. Ewald nam waar, dat zoowel bij normale als labyrinthlooze duiven bij elken stap de kop achterblijft, om daarop telkens met een ruk weer naar voren te schieten. Dit verschijnsel vertoonde zich ook bij onze duiven zonder groote hersenen, daarentegen niet bij duiven zonder oogen, zoodat ook deze bewegingen op optische prikkels berusten.

Uit nog niet gepubliceerde onderzoekingen van v a n d e r S p e k en medewerkers blijkt, dat dergelijke bewegingen van den kop ook optreden bij duiven zonder groote hersenen, wanneer deze op een wagentje gezet door een gang met wanden, waarop figuren zijn aangebracht, worden getrokken. Trekt men het wagentje

zoodanig, dat het dier met den kop vooruit rijdt, dan geschiedt de langzame phase in achterwaartsche, de snelle in voorwaartsche richting. Wordt het dier achteruitgereden, dan is de langzame phase naar voren, de snelle naar achteren gericht (afb. 9). De



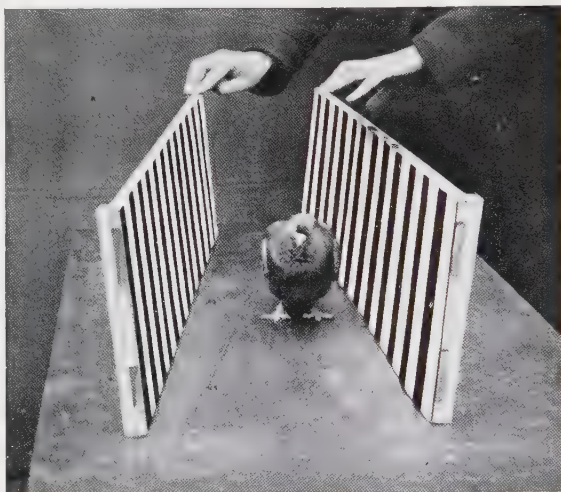
Afb. 9.

Duif zonder groote hersenen op een wagentje geplaatst, dat door een gang getrokken wordt. Op de witte wanden van deze gang zijn zwarte verticale strepen aangebracht. Wordt het dier vooruit gereden, dan is de snelle phase van den kopnystagmus naar voren, bij achteruit rijden daarentegen naar achteren gericht.

(De eene wand is op de foto weggelaten).

bewegingen blijven uit, wanneer men de wanden van de gang van effen wit papier maakt, eveneens als de kop van de duif bij het rijden niet boven de zijwanden van het wagentje uitsteekt. Ook ontbreken ze bij duiven zonder oogen. Voorts kon van der Spek den voor-achterwaartschen optischen nystagmus ook opwekken door een normale duif of een duif zonder groote hersenen te plaatsen tusschen twee stukken wit karton, waarop zwarte

verticale strepen zijn aangebracht. Het dier moet daarbij met zijn lengteas in de richting van de door beide stukken karton gevormde gang staan. Werden beide wanden van de gang in de richting van den kop getrokken, dan treedt een nystagmus op met de langzame phase naar voren en de snelle naar achteren. Trekt men beide wanden achterwaarts, dan is de richting der fasen omgekeerd (afb. 10).

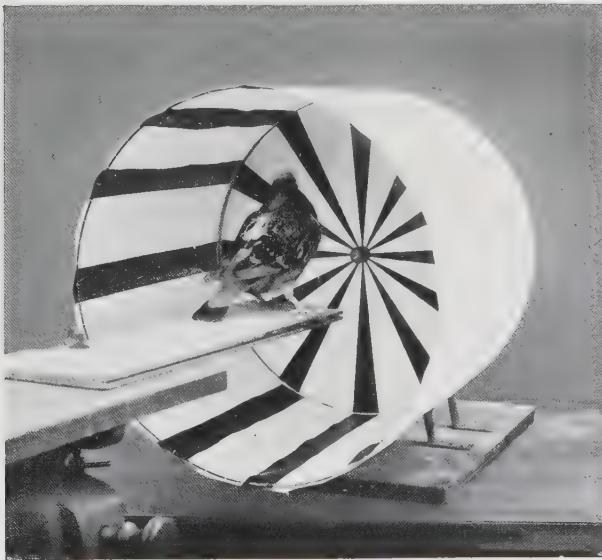


Afb. 10.

Duif zonder groote hersenen, tussehen 2 wanden met verticale zwarte en witte strepen geplaatst. Worden beide wanden achteruit getrokken, dan treedt een horizontale voor-achterwaartsche nystagmus van den kop op met de snelle phase naar voren. Bij beweging der wanden naar voren is de snelle phase naar achteren gericht; buitendien draait het dier zich dan soms om en gaat tegen de beweging der wanden in loopen.

Wordt een van de wanden naar voren en de andere naar achteren getrokken, dan zou volgens van der Spek nystagmus uitblijven. Herhaling dezer proeven leerde ons, dat dit niet het geval is. Wel is het juist, dat in dit geval geen voor-achterwaartsche nystagmus is waar te nemen, maar inplaats daarvan

treden dezelfde bewegingen op als tijdens het draaien van een cylinder met verticale strepen om het dier heen. Er ontstaat dan dus een zijwaartsche nystagmus. Bij het verplaatsen der wanden naar voren zag ik nog het merkwaardige verschijnsel, dat het dier zich omdraait en dan tegen de beweging van de wanden in gaat loopen. Deze reacties, zoowel de voor-achterwaartsche nystagmus als het omdraaien, ontstaan door optische prikkels, want bij herhaling der proeven met stukken wit karton zonder strepen en eveneens bij duiven zonder oogen blijven ze uit.

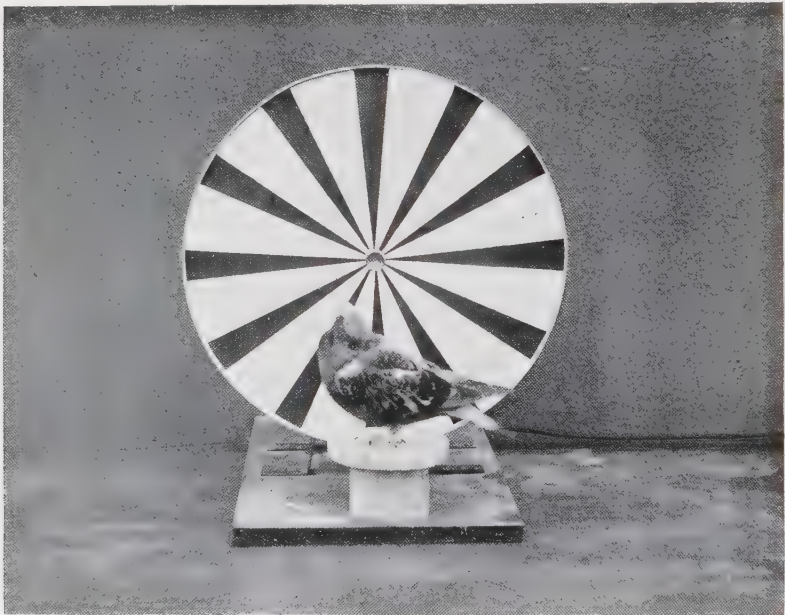


Afb. 11.

Opstelling voor het opwekken van een rotatoiren optischen kopnystagmus. Draait de cylinder in de richting van de wijzers van de klok, dan **ver**toont de kop rythmische bewegingen, waarbij deze zich langzaam naar de rechter-zijligging draait, om vervolgens snel naar den mediaanstand terug te keeren.

IVa. *Rotatoire optische kopnystagmus*¹⁾.

Een rotatoiren optischen kopnystagmus kan men opwekken, door de op een plankje gezeten duif zonder groote hersenen in een cylinder met bodem te plaatsen zoodanig, dat de lengteas van het dier en van den cylinder samenvallen en de kop van de duif naar den bodem gericht is. Aan den binnenkant van den cylinder zijn in de lengterichting zwarte strepen van 4 centimeter breedte



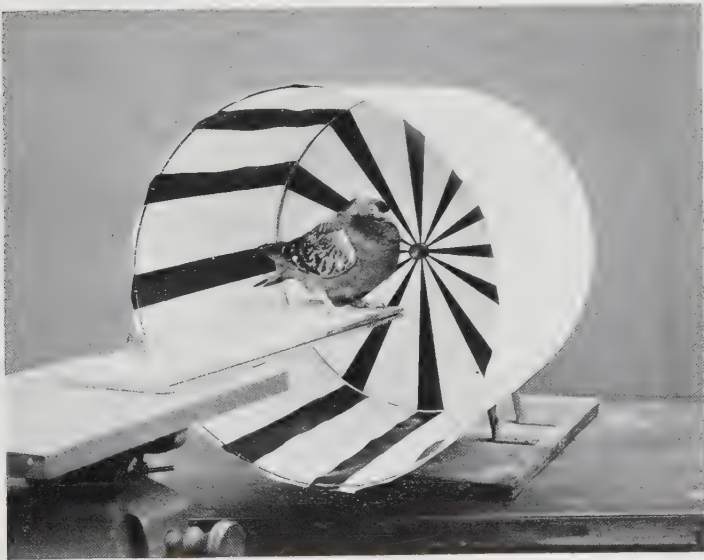
Afb. 12.

Wanneer de duif zonder groote hersenen haar snavel naar de schijf gericht houdt, veroorzaakt het draaien van deze laatste een optreden van rotatoiren kopnystagmus.

¹⁾ Deze vorm van nystagmus is het eerst waargenomen door den nog onbekend gebleven schrijver van een der antwoorden op de door de Medische Faculteit te Leiden in 1929 uitgeschreven prijsvraag omtrent het gezichtsvermogen van duiven zonder groote hersenen.

aangebracht, die zich op den bodem in radiaire richting tot aan het middelpunt voortzetten (zie afb. 11). Wordt nu deze cylinder met de wijzers van de klok mee om het dier gedraaid, dan ziet men soms rythmische bewegingen van den kop optreden, waarbij deze zich langzaam naar de rechter zijligging draait, om vervolgens weer snel naar den middenstand terug te keeren. Deze nystagmusbewegingen duren meestal slechts kort en tijdens het verder draaien van den cylinder houdt het dier dan vaak den kop min of meer naar de rechter zijligging gedraaid. Bij draaiïng van den cylinder in tegenovergestelde richting hebben de reacties van den kop in tegengestelden zin plaats.

De rotatoire nystagmus treedt regelmatig op, wanneer de bodem van den cylinder aanwezig is, dan wanneer deze wordt



Afb. 13.

Opstelling voor het opwekken van een verticalen kopnystagmus. Draait de cylinder tegen de wijzers van de klok, dan treedt een nystagmus op, waarvan de langzame phase naar boven, de snelle phase naar beneden gericht is.

weggelaten. Een enkele maal konden wij ook rotatoiren nystagmus verkrijgen, door alleen de schijf (den bodem van den cylinder) voor den kop van het dier rond te draaien (zie afb. 12).

*Va. Verticale optische kopnystagmus*¹⁾.

Door een kleine wijziging in de voorgaande proefopstelling aan te brengen, is een verticale optische nystagmus op te wekken. Men heeft hiertoe het dier slechts 90° om te draaien, waardoor het met zijn lichaamsas loodrecht op de as van den cylinder komt te



Afb. 14.

Ook door het draaien van een zijdelings van een duif zonder groote hersenen geplaatste schijf met witte en zwarte radiaire strepen kan een verticale kopnystagmus worden opgewekt.

¹⁾ Ook deze vorm van nystagmus is door den onbekenden inzender van het genoemde antwoord op de prijsvraag der Medische Faculteit waargenomen.

staan. De kop is nu gericht naar de wanden van den cylinder (afb. 13). Wordt de cylinder rondgedraaid zoodanig, dat aan de dorsale zijde van het dier de strepen zich bewegen in een richting van kop naar staart, dan treedt een nystagmus op met de langzame phase naar boven, de snelle naar beneden gericht. Bewegen de strepen in tegenovergestelde richting, dan is ook de richting der phasen tegengesteld. Bij deze laatste draaiing van den cylinder blijft de nystagmus soms achterwege en neemt de kop een naar beneden gericht stand in. Deze bewegingen ontstaan zoowel als de bodem van den cylinder aanwezig is, als wanneer hij ontbreekt. Zij treden eveneens op, indien zijwaarts van de duif een schijf wordt rondgedraaid, waarop in radiaire richting vanaf den rand tot het middelpunt zwarte strepen zijn aangebracht (afb. 14).

B. Invloed van optische prikkels op den labyrinthairen draai-nystagmus en draainanystagmus van den kop.

Om den invloed van optische prikkels op den labyrinthairen kopnystagmus en nanystagmus na te gaan, hebben wij de volgende proeven genomen:

- I. Zet men een blinde duif of een duif zonder groote hersenen, waarbij tevens de oogen geëxstirpeerd zijn, op een met matige snelheid roteerende draaischijf, dan treedt een zijdelingsche kopnystagmus op, waarvan de langzame phase tegen, de snelle phase in de draairichting van de schijf geschiedt. Bij stilzetten van de schijf treedt dan een nanystagmus van den kop op, waarbij de richting der phasen tegengesteld is aan de richting tijdens het draaien. Deze kopbewegingen treden niet op bij labyrinthlooze duiven met gesloten oogen. Wij hebben hier dus den zuiveren, niet door optische prikkels beïnvloeden, labyrinthairen kopnystagmus met nanystagmus.
- II. Herhaalt men deze proeven met duiven zonder groote hersenen, maar met intacte oogen, of met normale duiven, dan treedt een *sterkere*, doch overigens geheel gelijke kopnystagmus op, *echter geen nanystagmus*. Tijdens het draaien bijvoorbeeld naar rechts beweegt de omgeving ten opzichte van het dier naar links

en dit geeft, zooals wij onder A. zagen, een optischen nystagmus naar rechts¹⁾, dus een nystagmus, gelijk gericht aan den labyrinthairen nystagmus. Hiermede in overeenstemming zag Ewald, dat ook bij een labyrinthlooze duif tijdens het draaien nystagmus optreedt, gelijk gericht aan den nystagmus van de intacte duif, maar zwakker. De labyrinthaire en optische prikkels kunnen dus elk afzonderlijk tijdens het draaien een gelijk gericht nystagmus veroorzaken. Bij duiven met intacte oogen en labyrinthen kunnen deze twee soorten van prikkels beide hun invloed doen gelden, en daar zij elk een gelijkgerichten nystagmus kunnen veroorzaken, zullen zij elkaar vermoedelijk versterken. In overeenstemming hiermede vertoonden onze duiven zonder groote hersenen met intacte oogen een zeer sterken nystagmus tijdens het draaien.

III. Houdt men om de draaiende duif zonder groote hersenen een *effen* witten of grijzen cylinder, dan treedt eveneens kop-nystagmus in de draairichting op, welke *nu wel weer door een nanystagmus in tegengestelde richting gevolgd wordt*. Dit is zoowel het geval als men den cylinder stilhoudt, als wanneer hij, op de schijf gezet, meedraait en ook, als men den cylinder tegengesteld aan de schijf laat draaien. Het dier gedraagt zich dus onder deze omstandigheden als een duif met gesloten oogen.

IV. Wordt op de schijf, in plaats van een witte, een cylinder met verticale zwarte en witte strepen om de duif gezet, dan treedt eveneens *nystagmus met nanystagmus op* en gedraagt het dier zich dus wederom alsof de oogen gesloten zijn. Dit is dus het geval, als de cylinder met het dier meedraait. Wordt daarentegen deze cylinder stil gehouden, of tegengesteld aan de schijf gedraaid, dan vertoont het dier *uitsluitend nystagmus tijdens het draaien en geen nanystagmus*.

Deze nystagmus is daarbij *duidelijk sterker*, dan wanneer de

¹⁾ Als richting van den nystagmus wordt hier, zooals gebruikelijk, de richting van de snelle phase opgegeven.

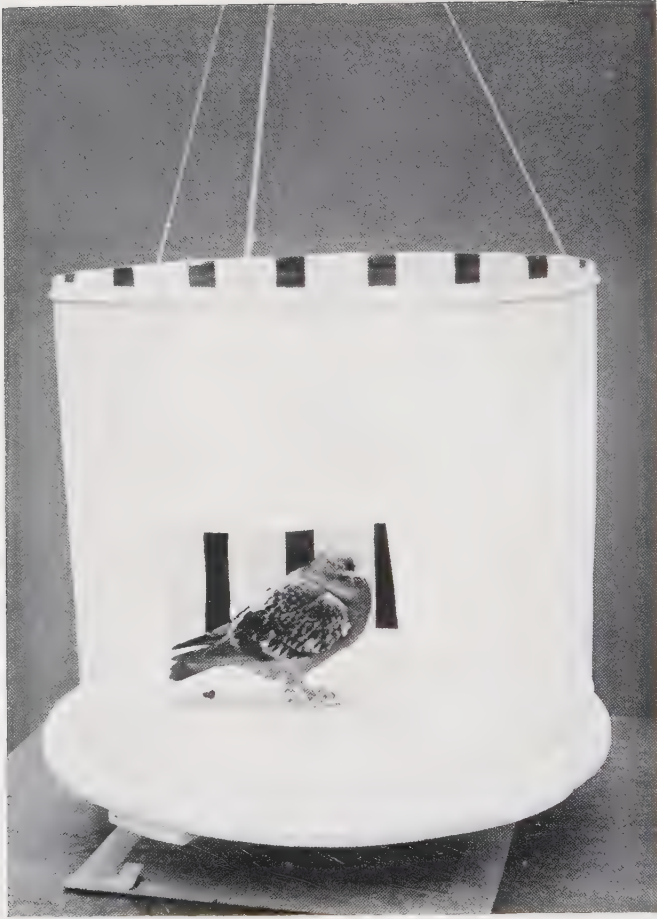
gestreepte cylinder op de draaischijf meedraait of een witte cylinder om het dier heen gehouden wordt en neemt door het tegengestelde draaien van den gestreepten cylinder nog in sterkte toe. Bij stil gehouden en tegengesteld draaienden gestreepten cylinder werken tijdens het draaien de optische en labyrinthaire prikkels vermoedelijk weer samen, elkaar versterkend.

- V. Wordt de gestreepte cylinder, inplaats van tegengesteld, in dezelfde richting als de schijf gedraaid en wel met grootere snelheid, dan ziet men, dat bij een bepaalde draaisnelheid van den cylinder de nystagmus uitblijft, om bij sneller draaien van den cylinder om te slaan in een nystagmus in tegengestelde richting.

Draaien dus bijvoorbeeld schijf en cylinder beide naar rechts, de cylinder echter sneller dan de schijf, dan vertoont het dier zonder groote hersenen *een kopnystagmus naar links*.

Onder deze omstandigheden werken de labyrinthaire en optische prikkels elkaar tegen en, zooals uit den nystagmus naar links blijkt, overwinnen de optische prikkels. Na het gelijktijdig stilzetten van de naar rechts draaiende schijf en cylinder, vertoont het dier buitendien *een nanystagmus van den kop naar links*, dus, evenals bij de vorige proeven — I, III en IV — een nanystagmus tegen de draairichting van het dier, die echter nu tevens gelijkgericht is aan den voorafgaanden nystagmus.

- VI. Een overeenkomstig elkaar tegenwerken van optische en labyrinthaire prikkels ziet men bij plaatsen van een spiegel op de schijf voor het dier. Wordt de schijf naar rechts gedraaid, dan bewegen de beelden van de omgeving achter het dier in den spiegel eveneens naar rechts, maar met $2 \times$ grootere hoeksnelheid en het gevolg hiervan is een uitblijven, vaak ook een omkeeren van den nystagmus, d. w. z. het optreden van een kopnystagmus met snelle phase naar links, langzame naar rechts. Ook nu vertoont zich bij ophouden der draaiing een nanystagmus naar links, dus gelijkgericht aan den voorafgaanden nystagmus.



Afb. 15.

Opstelling, om den invloed van optische prikkels op den labyrinthairen draainystagmus en draainanystagmus van den kop na te gaan.

Wanneer de schijf naar rechts (met de wijzers van de klok) draait en de gestreepte cylinder stil hangt, of in tegengestelde richting draait, dan treedt een *sterke* nystagmus naar rechts op, *die niet door een nanystagmus gevolgd wordt*. Draaien schijf en cylinder beide naar rechts, de laatste echter met grootere snelheid dan de eerste, dan treedt een *nystagmus naar links op, gevolgd door een nanystagmus eveneens naar links*.

(Ter verduidelijking van de opstelling is een vierkant uit den cylinderwand weggeknijpt, hetgeen natuurlijk niet het geval was tijdens de onderzoeken).

Het best gelukt deze proef, als men bij draaien naar rechts den spiegel eenigszins links van het dier plaatst. Bij de draaiing wendt dan de kop zich onder invloed van de labyrinthprikkel naar den linker schouder, zoodat de snavel naar den spiegel gericht wordt en de spiegelbeelden in het binoculaire gezichtsveld komen.

De, in het voorafgaande beschreven, verschijnselen vertoonen zich ook bij normale duiven, echter veel minder constant en veel minder duidelijk dan bij duiven zonder groote hersenen.

De waargenomen verschijnselen, bij draaien van de schijf naar rechts, zijn in een schema (zie blz. 36) samengevat.

Wij zagen, dat een dier, met geopende oogen op de draaischijf geplaatst, geen, het dier zonder oogen wel een nanystagmus vertoont. Men is *à priori* geneigd, en door meerdere onderzoekers wordt dit ook voor het intacte dier gedaan, het uitblijven te verklaren door aan te nemen, dat het dier den nanystagmus remt, door na ophouden der draaiing een of ander voorwerp te fixeeren. Deze opvatting is voor duiven zonder groote hersenen niet vol te houden. Immers nanystagmus treedt wel op, als met de duif zonder groote hersenen een cylinder met verticale strepen meedraait (proef IV), daarentegen niet, als deze cylinder stil gehouden wordt of tegengesteld draait. Het is moeilijk aan te nemen, dat in de laatste omstandigheden het dier na ophouden der draaiing steeds wel een der strepen fixeert, bij meegedraaid hebbenden cylinder daarentegen steeds niet. De door ons waargenomen verschijnselen zijn dus op deze wijze niet te verklaren.

Zooals wij zagen, zijn de verschijnselen, die de tijdens het draaien optredende nystagmus vertoont, ongedwongen door de al naar de omstandigheden elkaar op algebraïsche wijze versterkende of tegenwerkende invloeden der optische en labyrinthaire prikkels te verklaren.

Is ditzelfde ook betreffende het al of niet optreden van nanystagmus het geval?

Wij zagen, dat bij een op de draaischijf geplaatste duif zonder

Duiven zonder groote hersenen.	Vrijstaand op de schijf.	Omgeven door effen cylinder.	Omgeven door mee- draaienden, op de schijf geplaatsten, cylinder met verticale strepen.	Omgeven door stilstaanden, of tegengesteld draaienden cylinder met strepen.	Omgeven door in dezelfde richting met grootere snellheid draaienden cylinder met strepen, of bij voor het dier geplaatsten spiegel.
Met intacte oogen.	Sterke nystagnus naar <i>rechts</i> .	Nystagnus naar <i>rechts</i> .	Nystagnus naar <i>rechts</i> .	Sterke nystagnus naar <i>rechts</i> .	Geen nystagnus of nystagnus naar <i>links</i> .
	<i>Geen</i> <i>nanystagnus</i> .	Sterke nanystagnus naar <i>links</i> .	Sterke nanystagnus naar <i>links</i> .	<i>Geen</i> <i>nanystagnus</i> .	Nanystagnus eveneens naar <i>links</i> .
Met geëxstirpeerde oogen.	Nystagnus naar <i>rechts</i> .	Als in vorige kolom.	Als in vorige kolom.	Als in vorige kolom.	Als in vorige kolom.
	Sterke nanystagnus naar <i>links</i> .	"	"	"	"

grootte hersenen met intacte oogen de nanystagmus zich als volgt gedraagt:

Vrijstaand op de draaischijf	nanystagmus —
Omgeven door een effen cylinder	nanystagmus +
Omgeven door een meedraaienden gestreepten cylinder	nanystagmus +
Omgeven door een stilstaanden of tegengesteld draaienden gestreepten cylinder	nanystagmus —
Omgeven door een in gelijke richting maar met grootere snelheid draaienden gestreepten cylinder	nanystagmus +

Verder, dat optische prikkels een nanystagmus, gelijk gericht, (proef II A), labyrinthprikkels daarentegen een nanystagmus, tegengesteld aan den voorafgaanden nystagmus, veroorzaken.

Bij een in een zaal rondgedraaide duif met intacte oogen trachten, tijdens het draaien bijv. naar rechts, zoowel de optische als labyrinthaire prikkels een draainystagmus naar rechts te geven.

Bij ophouden der draaiing zal een eventueel optredende optische nanystagmus eveneens naar rechts, de labyrinthaire nanystagmus naar links gericht zijn. Na het ophouden der draaiing zullen deze twee tegengestelde invloeden zich doen gelden en in overeenstemming met deze opvatting blijft dan ook werkelijk onder deze omstandigheden een nanystagmus uit (proef II B).

Draait daarentegen de omgeving met gelijke hoeksnelheid met het dier mee (proef IV B), of bestaat deze uit een effen witten cylinder (proef III B), dan veroorzaken tijdens het draaien alleen labyrinthaire prikkels nystagmus. In overeenstemming hiermee is dan een nanystagmus als uitsluitende nawerking van deze prikkels zichtbaar. Draait de omgeving in dezelfde richting als de schijf, maar met grootere snelheid, dan werken tijdens het draaien de invloeden der labyrinthaire en optische prikkels elkaar tegen (proef V en VI B), na het draaien werken zij daarentegen in gelijkgerichten zin, met als gevolg een nanystagmus, overeenkomend in richting met den labyrinthairen.

Draaien bijvoorbeeld schijf en gestreepte cylinder beide naar rechts, de laatste met grootere snelheid, dan trachten de laby-

rinthprikkels tijdens het draaiën een nystagmus naar rechts, bij ophouden der draaiïng een nanystagmus naar links te voorschijn te roepen. De optische prikkels trachten tijdens het draaien daarentegen een nystagmus naar links, bij het ophouden der draaiïng van schijf en cylinder een nanystagmus, eveneens naar links gericht, te verwekken.

Tijdens het draaien werken de invloeden onder deze omstandigheden elkaar dus tegen, terwijl zij na het ophouden der draaiïng in gelijk gerichten zin hun invloed uitoefenen.

De nanystagmus treedt onder deze omstandigheden ook nog op, als de labyrinthaire en optische prikkels tijdens het draaien elkaar juist compenseeren en het dier dus geen draainystagmus vertoont. Of deze nanystagmus alleen op labyrinthprikkels, of uitsluitend op nawerking der optische prikkels berust, of op de gecombineerde nawerking van optische en labyrinthaire prikkels, kon niet worden vastgesteld.

Het al of niet optreden van nanystagmus kan dus ook ongedwongen uit een elkaar op algebraïsche wijze beïnvloeden van de nawerkingen der optische en labyrinthaire prikkels verklaard worden.

Men kan het uitblijven van den nanystagmus, wanneer het dier met geopende oogen in de kamer ronddraait, zich echter ook indenken als een gevolg van het optreden van verschillende bewegingen van den kop tijdens het draaien, waarvan de nawerkingen na het ophouden een evenwichtstoestand te voorschijn roepen.

Dat door bewegingen van den kop tijdens het draaien de labyrinthaire nareacties op eigenaardige wijze geremd worden, blijkt uit de volgende waarnemingen van Ewald. Ewald liet zich met een blinde duif op een draaistoel ronddraaien. Terwijl hij met de eene hand den romp van het dier vasthield, maakte de andere hand met den kop passieve nystagmusbewegingen met de snelle phase in, de langzame tegengesteld aan de draairichting, dus in richting gelijk aan den labyrinthairen nystagmus. Bij ophouden der draaiïng trad dan geen nanystagmus op.

Maakte Ewald de passieve „Künstlicher Nystagmus" in tegengestelde richting, dan was bij ophouden der rotatie een duidelijke nanystagmus waarneembaar, en wel met beide fasen in dezelfde richting als van den labyrinthairen nystagmus. Uit deze waarnemingen van Ewald volgt, dat, door den labyrinthairen draainystagmus tegen te houden en daarvoor in de plaats den kop passieve nystagmusbewegingen in dezelfde richting te laten uitvoeren, de nanystagmus kan worden opgeheven. Bij stilstaande

omgeving geven de optische prikkels een „künstlicher Nystagmus’’ gelijk, bij een omgeving, die sneller draait dan de schijf, een „künstlicher Nystagmus’’, tegengesteld gericht aan den labyrinthairen en treedt, zooals wij zagen, in het eerste geval geen, in het tweede wel een nanystagmus op.

Het al of niet optreden van nanystagmus in de beschreven proeven kan dus verklaard worden, door aan te nemen, dat de optische nystagmusbewegingen een zelfden invloed op den labyrinthairen nystagmus uitoefenen als de passief door Ewald gemaakte bewegingen.

Het is echter de vraag, of deze beide soorten van bewegingen gelijkgesteld mogen worden. Ook worden bij de proefnemingen van Ewald de labyrinthaire nystagmusbewegingen geheel tegengehouden en door passieve bewegingen vervangen. Dit doet de optische nystagmus eigenlijk niet. Wij hebben gezien, dat het vrij op de draaischijf geplaatste dier een sterker nystagmus vertoont dan het blinde (I en II). De optische nystagmus versterkt dan dus den labyrinthairen nystagmus en vervangt dezen laatsten niet. Zijn dus de waarnemingen van Ewald niet geheel met de onze te vergelijken, zoo openen zij toch de mogelijkheid, een verklaring van het uithijven van den nanystagmus te zoeken in de verschillende mechanische momenten, die tijdens het draaien van de schijf op den kop inwerken.

Samenvattend vertoonen dus duiven zonder groote hersenen onder invloed van optische prikkels

- een zijwaartschen,
- een voor-achterwaartschen,
- een rotatoiren,

en een verticalen kopnystagmus.

Deze nystagmus wordt opgewekt onder invloed van, in het gezichtsveld bewegende, contrasten. Of de verschillende nystagmusvormen ontstaan tengevolge van een beweging der beelden over de retina, of door volgen van den kop van een gefixeerd contrast, kon niet met zekerheid worden uitgemaakt. Vermoedelijk spelen beide mechanismen een rol.

De zijwaartsche optische kopnystagmus wordt soms gevolgd door een nanystagmus, waarvan de fasen gelijk gericht zijn aan die van den voorafgaanden nystagmus. Of deze nanystagmus op een nawerking van optische prikkels berust, of een gevolg is van labyrinthprikkels (Ewald's künstlicher Nystagmus), kon niet worden uitgemaakt.

De invloed der optische prikkels doet zich ook gelden, wanneer

men de duif zonder groote hersenen ronddraait. De daarbij optredende labyrinthaire nystagmus wordt dan al naar de omstandigheden door de optische prikkels versterkt, verzwakt, opgeheven, of door den optischen nystagmus in tegengestelde richting vervangen.

De labyrinthaire nystagmus en nanystagmus blijven onbeïnvloed, wanneer het dier tijdens het draaijen door een effen cylinder omgeven is, of een gestreepte cylinder met gelijke snelheid met het dier meedraait. Wanneer de omgeving stilstaat, of tegengesteld draait, wordt de labyrinthaire nystagmus versterkt, de labyrinthaire nanystagmus geremd.

Draait de omgeving in dezelfde richting, maar met grootere snelheid dan het dier, dan wordt de labyrinthaire nystagmus tegengewerkt, kan opgeheven en zelfs door een optischen nystagmus in tegengestelden zin vervangen worden. Ophouden der draaiïng wordt dan door een nanystagmus gevolgd. De verschijnselen, die tijdens het draaijen optreden, kunnen ongedwongen door den, op algebraïsche wijze elkaar al naar de omstandigheden versterkenden of tegenwerkenden, labyrinthairen en optischen nystagmus verklaard worden, terwijl ook het al of niet optreden van nanystagmus na ophouden der draaiïng te verklaren is door een overeenkomstigen wederkeerigen invloed van labyrinthairen en optischen nanystagmus.

De labyrinthaire nanystagmus is tegengesteld, de optische nanystagmus gelijkgericht aan den voorafgaanden nystagmus.

Versterken dus de labyrinthaire en optische prikkels elkaar tijdens het draaijen, dan werken zij elkaar tegen na het ophouden der draaiïng.

HOOFDSTUK IV.

PHOTOKINETISCHE EN PHOTOTROPE REACTIES.

1. Invloed van licht op den bewegingsdrang en op de richting bij het loopen.

Wij zagen, dat bij duiven zonder groote hersenen de bewegingsdrang door laten hongeren toeneemt. Een overeenkomstigen invloed oefenen optische prikkels op den bewegingsdrang uit. Reeds Schrader¹⁾ is het opgevallen, dat de dieren 's nachts rustig zaten, ook die, welke overdag rondliepen, niettegenstaande 's nachts geen voedsel gegeven werd. Ons onderzoek omtrent den invloed van lichtprikkels op de motiliteit heeft de volgende resultaten opgeleverd. In een goed verlichte zaal loopen de dieren in *sneller tempo* dan in schemerdonker. Wordt de zaal donker gemaakt, dan maken de dieren hoogstens nog enkele pasjes, om weldra den typischen pathologischen ruststand in te nemen. Terwijl het plotseling donker maken een nagenoeg onmiddellijk stilstaan der dieren veroorzaakt, heeft het weer toelaten van licht eerst na enkele minuten een hervatten van het loopen ten gevolge.

Niet alleen op het optreden en op het tempo der loophbewegingen, maar ook *op de richting* van het loopen oefenen lichtprikkels invloed uit. De dieren zoeken bij het loopen steeds de best verlichte deelen der zaal op. Dit bleek bijzonder duidelijk bij de volgende proef. In een donkere zaal werden 3 geopereerde duiven elk in een anderen hoek gezet en vervolgens een ronde lichtvlek op het midden van den vloer geprojecteerd. Kort daarop liepen alle 3 de

¹⁾ Max. E. G. Schrader. Zur Physiologie des Vogelgehirns. Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Tiere, Deel 44, blz. 175, 1889.

duiven op de verlichte plek rond en verlieten deze niet meer. Was de scheiding tusschen licht en donker niet zeer scherp, dan begaven de dieren zich soms wel een eindje in de duisternis, om echter steeds weer in het verlichte gedeelte terug te keeren. Bij een scherpe afscheiding tusschen licht en donker stapten ze slechts zeer zelden over de afscheiding heen. In dit opzicht vertoonen de duiven zonder groote hersenen overeenkomst met normale, ook deze zoeken steeds het licht op. Bij duiven, waarbij de oogen alleen of in combinatie met de groote hersenen geëxstirpeerd zijn, is deze invloed van licht en donker niet waar te nemen.

Deze dieren vertoonen een veel geringeren bewegingsdrang, welke op verlichting der zaal niet toeneemt. Plotselinge verlichting der zaal brengt hen niet tot loopen en wanneer zij zich bewegen, heeft plotseling donker maken geen stilstand ten gevolge.

2. Invloed van licht op het vliegen van duiven zonder groote hersenen.

Evenals bij loopen, beïnvloedt licht ook de richting tijdens het vliegen. Zet men een duif zonder groote hersenen op de vlakke hand en trekt men deze weg, dan vliegt het dier naar een ander steunpunt. Bevinden zich op gelijken afstand een wit en een donker gekleurd voorwerp, dan kiezen de meeste dieren het witte als steunpunt. Dit is vooral het geval in schemerduister, in een goed verlicht vertrek is deze voorkeur minder duidelijk waarneembaar.

Wordt in een donkere zaal door middel van een booglamp een lichtschijf op den grond geprojecteerd, dan vliegt het dier van de weggetrokken hand steeds direct naar de lichtschijf, onverschillig of deze dichtbij dan wel ver van het dier af gelegen is. Ook naar een lichtvlek op den muur vliegt een duif zonder groote hersenen bij wegtrekken van de onderlaag regelmatig toe, waarbij zij nu eens tegen den muur aanvliegt, dan weer op het laatste oogenblik er voor uitwijkt.

Het al of niet tegen den verlichten muur aanvliegen blijkt afhankelijk o.a. van den afstand, waarop het dier bij wegtrekken van de onderlaag van den muur verwijderd is. Is deze afstand gering, dan botst het dier

tegen den muur aan, is hij daarentegen grooter, dan wijkt het dier bij den muur gekomen meestal uit.

Ook de tijdens de proeven optredende uitputting speelt een rol. Op het einde van een reeks proefnemingen botsen de dieren vaker tegen den muur dan in het begin. Dat het dier uitgeput raakt, bemerkt men aan het sneller worden der hartswerking en het optreden van een frequente, hijgende ademhaling, terwijl de pooten warm aanvoelen.

Zeer interessant is ook de waarneming, dat een duif zonder groote hersenen steeds naar èen aan den wand bevestigden spiegel, waarin het licht van een lamp weerkaatst, toevliegt en er tegen aan botst. Trekt men bij het dier de onderlaag weg, terwijl de lichtschijs niet geprojecteerd is, of wanneer geen licht in den spiegel weerkaatst, dan vliegt het met uitgestrekte pooten en gespreide teenen naar willekeurige plaatsen van den vloer.

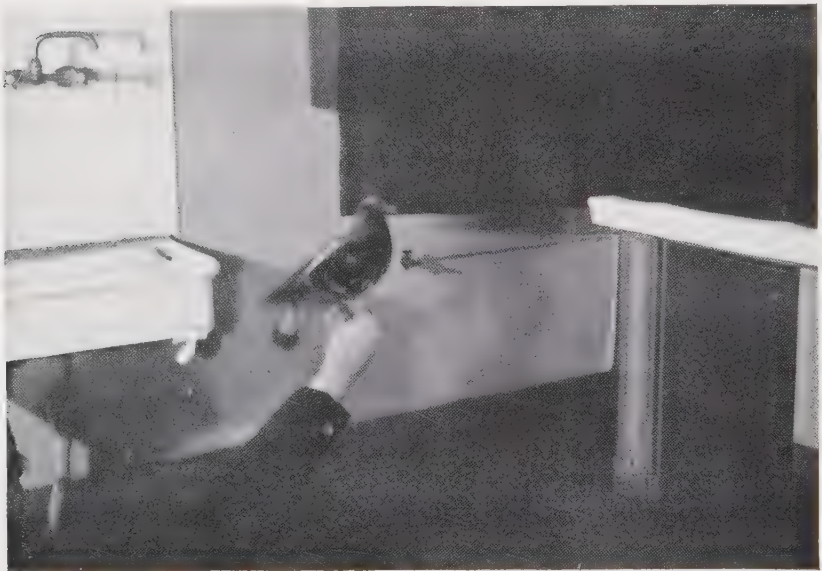
Nog op andere wijze kan de invloed van het licht op de vlieg-richting aangetoond worden. In de experimenteerzaal bevindt zich onder de vensters een lange zwarte wandtafel met witten rand, terwijl tegen den linker zijmuur een witte gootsteen is geplaatst. Zoowel de tafel als de gootsteen worden door het binnenvallende daglicht goed verlicht. Wordt een groote-hersenlooze duif op ongeveer 3 meter van den tafelrand en den gootsteen, met den kop naar de tafel gericht, op een onderlaag geplaatst, waarvan het niveau zich juist tusschen dat van het tafelblad en den gootsteenrand bevindt, dan vliegt het dier, bij wegtrekken der onderlaag, steeds naar den witten tafelrand (afb. 16).

Wanneer de witte tafelrand door een zwarten doek is afgedekt, vliegt het dier daarentegen steeds in een bocht naar den witten gootsteen.

Wordt in de geheel donkere zaal voor de, met een zwarten doek afgedekte, tafel een wit houten kistje 50 centimeter lager dan de wandtafel geplaatst en verlicht men door middel van een boog-lamp om beurten uitsluitend het tafelblad of alleen het kistje, dan vliegt de duif, wanneer zij van haar, op ongeveer 2 meter van de tafel verwijderde, onderlaag verdreven wordt, zonder aarzelen naar het verlichte vlak.

Uit het volgende blijkt, dat licht ook nog op andere reacties van duiven zonder groote hersenen een invloed uitoefent. Zooals

later uitvoeriger wordt besproken, springen duiven zonder groote hersenen herhaaldelijk van een blokje van 15 centimeter hoogte, dat op een tafel geplaatst is, naar beneden. Wordt aan de eene zijde van het blokje de tafel verlicht, dan springt het dier aan dezen kant naar beneden. Merkwaardigerwijze geschiedt dit ook, als het verlichte gedeelte van de tafel zwart is en het andere gedeelte wit.



Afb. 16.

Duif zonder groote hersenen, op ongeveer 3 meter afstand van den tafelrand en gootsteen gehouden, de kop naar de tafel gericht. Bij wegtrekken van de hand, waarop het dier staat, vliegt het steeds naar den witten tafelrand. Wordt deze rand door een zwarten doek afgedekt, dan vliegt het dier in een bocht naar den witten gootsteen.

Zoowel uit de waarnemingen tijdens het loopen, als uit die bij het vliegen, volgt, dat duiven zonder groote hersenen bij licht van matige intensiteit een bewegingsdrang vertoonen en zich naar het licht bewegen. In dit opzicht gedragen zij zich als normale.

Ook deze zoeken steeds de best verlichte deelen der zaal op, terwijl zij zich in donker niet bewegen.

Merkwaardig is het gedrag van normale vogels in een omgeving, die door kunstlicht is verlicht. Vogels, die gewoon zijn, overdag rond te loopen, maar 's nachts rustig zitten, vertoonen, indien men 's nachts de kooi kunstmatig verlicht, eveneens een bewegingsdrang, welke echter steeds weer onderbroken wordt door perioden van rust. Evenwel kan men, door eenige etmalen de kooi kunstmatig te verlichten, *na enkele dagen* geen verschil in bewegingsdrang tusschen dag en nacht meer constateeren.

Zie: H o n d e l i n k. Slaapproeven bij vogeltjes. Voorloopige mededeeling, Physiologisch Congres Utrecht, op 14 December 1930. Archives Néerlandaises de Physiologie de l'homme et des animaux, Deel 16, 2de aflevering, blz. 292, 1931.

3. Invloed van zeer sterk licht op de reacties van duiven zonder groote hersenen.

Terwijl uit de boven beschreven waarnemingen blijkt, dat duiven zonder groote hersenen onder invloed van matig sterk licht een bewegingsdrang vertoonen en zich naar het licht toe bewegen, toonen de volgende proeven aan, dat zeer sterk licht geheel andere reacties te voorschijn kan roepen. In de eerste plaats is dit het geval met den bewegingsdrang. Deze wordt niet alleen door plotseling donker maken der omgeving, maar eveneens door een zeer sterke verlichting geremd. Werpt men door middel van een booglamp sterk licht op een door de zaal rondlopende duif zonder groote hersenen, dan staakt het dier ook nu bijna onmiddellijk de loopbewegingen, knijpt na eenigen tijd de oogen dicht en neemt den typischen ruststand in.

Behalve den bewegingsdrang verandert onder invloed van zeer sterk licht ook de bewegingsrichting. Legt men op het kistje der in de vorige paragraaf beschreven proef een glanzend wit karton, dan vliegt de duif zonder groote hersenen bij verlichting van het kistje met een sterke booglamp niet op het karton. Zelfs schijnt het dier het blinkende oppervlak daarvan reeds op grooten afstand te ontwijken, ook wanneer geen andere verlichte steunpunten aanwezig zijn. Eveneens springt het dier niet van een blokje op de tafel, wanneer deze door een glanzend wit karton, dat met een booglamp verlicht wordt, bedekt is. In dit geval sluit het dier de

oogen en draait wat op het blokje rond, of neemt zelfs den typischen ruststand in.

De volgende waarneming toont aan, dat een duif zonder groote hersenen inderdaad licht van zeer sterke intensiteit ontwijkt. Door middel van een spleetlamp, of een hollen spiegel wordt gedurende eenige minuten fel licht in het oog geworpen. Behalve de pupilvernaauwing en een telkens dichtknijpen der oogleden, wendt het dier na eenigen tijd den kop van het licht af, maakt eenige pasjes en draait zich met den rug naar de lichtbron toe. Zelfs lukt het, door de lichtbron steeds op één oog gericht te houden, het dier op zijn plaats te laten ronddraaien. Wordt licht in het linker-oog geworpen, dan draait het dier naar rechts, bij sterke verlichting van het rechteroog daarentegen naar links.

Merkwaardig in dit opzicht is, dat een duif zonder groote hersenen, waarbij bovendien één der oogen geëxstirpeerd is, steeds naar den kant van het intacte oog ronddraait. Dit ronddraaien gaat soms langeren tijd achtereen door, met het gevolg, dat, wanneer het dier een oogenblik stilstaat, er een duidelijke kopnystagmus, met de snelle phase in de draai-richting, dus vermoedelijk een labyrinthaire nystagmus, optreedt.

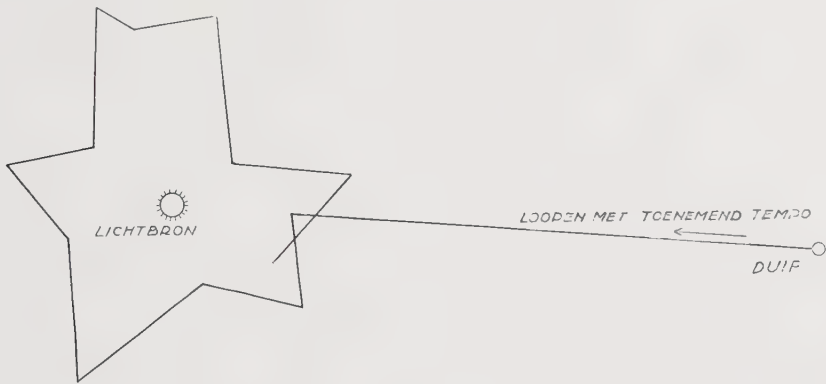
4. Waarnemingen bij het naderen van duiven zonder groote hersenen tot een lichtbron.

In voorgaande proeven is aangetoond, dat een duif zonder groote hersenen zich naar licht van matige sterkte toe beweegt, bij felle verlichting zich evenwel van de lichtbron verwijdert. Voorts zagen wij, dat het tempo der loopbewegingen sneller wordt, naarmate de intensiteit van het licht tot zekere grens toeneemt.

Ook uit de volgende proeven blijkt, hoe verandering in licht-intensiteit de reacties op merkwaardige wijze kan beïnvloeden.

Enkele duiven zonder groote hersenen worden op betrekkelijk grooten afstand van een in de zaal geplaatste lamp gezet. Terwijl zij voor het aansteken van de lamp in den typischen ruststand zitten, maken zij, wanneer de lamp brandt, enkele pasjes en bewegen er weldra langzaam naar toe. Naarmate zij de lichtbron naderen, worden de reacties levendiger en het tempo der loopbewegingen sneller. Op een bepaalden afstand van de lamp staken de dieren echter de bewegingen voor een oogenblik, om daarna hun weg te

veranderen en ongeveer cirkelvormig om de lichtbron als middelpunt heen te loopen. De weg, dien de duif om de lichtbron heen aflegt, is geen zuivere cirkel, maar een zig-zaglijn, dus nu eens is het dier wat verder, dan weer wat minder ver van het middelpunt verwijderd, zooals schematisch in onderstaande figuur is aangegeven (afb. 17).



Afb. 17.

Schema van het naderen van een duif zonder groote hersenen tot een lichtbron. Het dier wordt op enkele meters afstand van een lichtbron geplaatst en begeeft zich aanvankelijk recht (in de richting van den pijl) naar de lichtbron toe. Op ongeveer 50 centimeter afstand gekomen, wijkt het dier uit en gaat in een zig-zaglijn om de lichtbron heenloopen.

Ook tijdens het vliegen van duiven zonder groote hersenen zijn dergelijke waarnemingen gedaan. In een zaal, alleen verlicht door een groote lamp in het midden van het plafond, werd een duif zonder groote hersenen tot vliegen gebracht, door de onderlaag weg te trekken. Het dier vloog aanvankelijk schuin omhoog, recht op de lichtbron af, maar veranderde op bepaalden afstand van de lamp van richting en bleef er rond omheen vliegen, tot het tenslotte uitgeput op den grond terecht kwam.

Ofschoon de besproken reacties, zonder een invloed van optische prikkels aan te nemen, moeilijk kunnen worden verklaard, zijn toch, onder andere om na te gaan, of misschien ook een eventueele invloed van temperatuur prikkels een rol speelt, dan wel de huid lichtgevoelig is, ja mogelijk zelfs een directe voortgeleiding van

lichtprikkels door de schedelhuid naar het mesencephalon bestaat¹⁾, de proeven herhaald met duiven, wier oogen geëxstirpeerd zijn.

Zooals te verwachten was, kon bij deze dieren geen enkele der beschreven reacties worden aangetoond. Steeds vlogen zij met gestrekte pooten en gespreide teenen, tegen de verschillende hindernissen botsend, door de zaal, tot ze tenslotte den grond bereikten.

Uit de beschreven waarnemingen blijkt, dat duiven zonder groote hersenen, op betrekkelijk grooten afstand van een lichtbron geplaatst, zich hier naar toe begeven, op geringen afstand gekomen, echter uitwijken. Iets dergelijks is ook bij normale vogels waar te nemen. Het is bekend, dat de vuurtoren op Helgoland jaarlijks vele slachtoffers onder de vogels maakt, doordat de dieren tegen den toren aanvliegen. De vogels worden op grooten afstand door het licht aangetrokken. Dichterbij gekomen, wijken zij echter uit en vliegen tegen de donkere muren van den toren aan. Om het te pletter vliegen der dieren tegen te gaan, heeft men den toren met schijnwerpers, die op de balustrade geplaatst zijn, verlicht. Inderdaad bleek hierdoor het zich doodvliegen der vogels aanmerkelijk te verminderen, maar kon op deze wijze toch niet geheel worden voorkomen.

¹⁾ Cole vond bij kikkers, waarbij de nervi optici waren doorgesneden, nog een positief phototropismus. Volgens dezen onderzoeker berust dit verschijnsel op een lichtperceptie door de huid, evenals dit bij de regenwormen het geval is. Deze vergelijking gaat echter m.i. niet op, daar van de regenwormen bekend is, dat deze dieren in de huid een aantal lichtgevoelige cellen bezitten en deze soort cellen is bij den kikvorsch nooit aangetoond.

E. Scharrer dresseerde *Phoxinus laevis* (een voorn) zonder oogen op licht. Volgens dezen waarnemer is de huid van dit dier niet lichtgevoelig, maar worden de lichtprikkels direct door de midden-hersenen opgenomen, omdat daar ter plaatse de bedekkende huid minder gepigmenteerd is.

Zie H. J. Jordan. Allgemeine Vergleichende Physiologie der Tiere, blz. 611, 1929. Walter de Gruyter en Co., Berlijn, en C. Hess, Gesichtssinn. Handbuch der Vergleichenden Physiologie von Hans Winterstein, Deel IV, blz. 599, Gustav Fischer, Jena, 1913.

5. Invloed van het lichtcontrast op de reacties van duiven zonder groote hersenen.

Uit de beschreven proeven is ten duidelijkste gebleken, dat de bewegingsrichting van duiven zonder groote hersenen, zoowel bij het loopen als bij het vliegen, door de lichtintensiteit van de in de zaal aanwezige voorwerpen kan worden bepaald. Behalve de lichtintensiteit oefent buitendien het contrast een invloed op de reacties uit. Duiven zonder groote hersenen gaan tijdens het loopen voor schaduwen van de zich in de zaal bevindende voorwerpen meestal uit den weg. Het meest constant is dit uitwijken voor zwarte schaduwen, die een sterk contrast maken met de omgeving.

Zoo blijkt, dat duiven zonder groote hersenen voor zwakke schaduwen op witten ondergrond vaker uitwijken dan voor dezelfde schaduwen op zwarten ondergrond. Echter maakt het geen verschil of een sterke slagschaduw op een zwarte, dan wel op een witte onderlaag valt; in beide gevallen wijken de dieren uit.

Behalve de geringere lichtintensiteit van de schaduwplek en het contrast, dat deze met de omgeving maakt, spelen bij het uitwijken nog andere factoren een rol, o. a. de grootte der schaduwplek. Zoo wordt voor breede schaduwvlakken steeds uitgeweken, terwijl het dier over smalle, slechts enkele centimeters breede, schaduwstrepen heenstapt. Wij zagen, dat duiven zonder groote hersenen in een, op den vloer van een donkere kamer geworpen, lichtplek blijven rondloopen en bij scherpe afscheiding tusschen licht en donker slechts zelden over de afscheiding heenstappen. Merkwaardig stappen zij echter wel zonder aarzelen van een wit op een zwart karton, indien op beide even sterk licht valt. Wordt slechts een van beide verlicht, dan blijven zij op het verlichte karton, ook al is dit zwart. Hierbij blijken dus zeer gecompliceerde verhoudingen te bestaan. Helaas konden geen photometrische bepalingen der verschillende bij deze proeven aanwezige lichtsterkten gedaan worden.

Bij de volgende proef kwam vooral de invloed van sterke contrasten op de reacties van duiven zonder groote hersenen duidelijk naar voren.

Werd een deel der zaal met een der zijmuren door een booglamp verlicht, dan bleef een, in het verlichte deel geplaatste, duif zonder groote hersenen in dit gedeelte der zaal heen en weer loopen, daarbij van den zijwand steeds op een afstand van eenige centimeters verwijderd blijvend. Projecteerde men nu, door een stok voor de lamp te houden, een schaduwband van ± 5 c.m. breedte op den zijmuur, ongeveer 30 centimeter boven den grond, dan zag men, dat het dier den kop naar de zwarte streep richtte en zoo eenigen tijd bleef staan. Vervolgens maakte het dan meestal bewegingen met de vleugels, alsof het naar de streep wilde vliegen, hetgeen na eenige minuten ook werkelijk geschiedde, waardoor het dier tegen den muur botste en hierlangs naar beneden afgleed.

Deze proef werd met een der duiven vele dagen achtereen herhaald, steeds met hetzelfde resultaat; bij de andere duiven zonder groote hersenen waren deze reacties minder constant. Wel vlogen de meeste naar een $1\frac{1}{2}$ M. boven den grond horizontaal-geprojecteerden schaduwband, wanneer de dieren op een op 3 M. afstand gehouden hand geplaatst waren en deze weggetrokken werd. Werden de grenzen van de schaduw verdoezeld, door de lat verder van de lamp af te houden, of het contrast met den muur door het licht van een tweede lamp verzwakt, dan vloog het dier niet meer op den schaduwrand aan, maar botste tegen een willekeurig deel van het verlichte vlak, of week uit en vloog naar den grond.

Zeër duidelijk treedt ook de invloed van contrasten op den voorgrond in de volgende proeven. In de door daglicht gelijkmatig verlichte zaal wordt een withouten kistje nu eens voor een zwarten, dan weer voor een witten achtergrond geplaatst. De van haar onderlaag verdreven duif neemt dan wel het kistje met zwarten, daarentegen niet dat met witten achtergrond tot steunpunt. Houdt men een zwarten stok op korten afstand van een witten muur, dan vliegt de duif als regel op dit steunpunt. Vervangt men den zwarten stok evenwel door een witten, dan wordt deze meestal niet als steunpunt genomen.

De invloed van contrasten op de reacties van duiven zonder groote hersenen is ook als volgt te constateeren. Duiven en kippen zonder groote hersenen pikken zoo nu en dan naar graankorreltjes of steentjes op den grond. Zelfs gebeurt het, dat het dier een over

den grond rollend korreltje enkele pasjes naloopt en in den bek neemt.

Nauwkeurige waarneming leerde, dat het dier vaker naar korrels pikt, die een scherp contrast met den grond vormen, dan naar die, welke in kleur overeenstemmen met de tint van de onderlaag. In overeenstemming hiermede is, dat duiven zonder groote hersenen, in tegenstelling met normale, niet alleen naar korrels, maar ook regelmatig pikken naar witte stippen op zwarten en naar zwarte stippen op witten achtergrond, ja zelfs pikken sommige dieren naar de grenslijn tusschen een wit en een zwart karton. Zij komen hierin overeen met pas uit het ei gekropen kuikens, die eveneens pikken naar alle mogelijke vlekjes en oneffenheden op den grond. Ook deze reacties komen door optische prikkels tot stand, daar ze bij duiven zonder oogen ontbreken.

Duiven zonder groote hersenen pikken, zooals wij zagen, naar korrels en nemen deze soms ook in den bek. Toch bestaat hierbij een groot verschil in gedrag met normale duiven. De dieren zonder groote hersenen n.l. nemen wel de korrels in den bek, maar laten deze daarna weer vallen, terwijl normale dieren ze inslikken. Bovendien wijken ze voor een bak met voeder of water, ondanks meerdere dagen hongeren, met dezelfde zekerheid uit, als voor elke andere hindernis. De graankorrels wekken dus bij duiven zonder groote hersenen alleen een toelooopen en pikreacties op, als de korrels een contrast vormen met de omgeving.

Uit deze waarnemingen blijkt, dat contrasten niet alleen, zooals wij in hoofdstuk III zagen, optischen nystagmus kunnen veroorzaken, maar ook de richting bij loopen en vliegen kunnen beïnvloeden, ja zelfs opvliegen, pikken en andere motorische reacties kunnen verwekken.

6. Beschouwing omtrent de reacties op licht van hogere en lagere dieren.

Lichtprikkels kunnen dus uitsluitend met behulp van subcorticale mechanismen bij de duif een bewegingsdrang te voorschijn roepen en de richting der bewegingen, zoowel van de loop- als vlieg-bewegingen, bepalen. Het is nu de vraag of deze mechanismen ook bij andere dieren werkzaam zijn. Bij honden zonder groote hersenen nam Goltz waar, dat deze dieren na meerdere omzwervingen

zich tenslotte bevonden op door de zon beschenen gedeelten van de zaal. In hoeverre dit verschijnsel berust op een invloed van licht- of van warmteprikkels, kon echter niet met zekerheid worden uitgemaakt, maar in ieder geval is een zoo direct afgaan op een lichtbron, als door duiven zonder groote hersenen, nooit geconstateerd. Ook de invloed van licht op den bewegingsdrang is bij honden zonder groote hersenen veel minder duidelijk en van een direct ophouden der loopbewegingen bij donker maken van de zaal is geen sprake.

Duiven zonder groote hersenen vertoonen op lichtprikkels eenvoudige reacties, welke eenigszins gelijken op de optische reacties van lagere dieren. Bij deze vindt men ook, dat de beweeglijkheid onder invloed van licht toeneemt. Reeds vele amoeben vertoonen dit, als photokinesis aangeduide, verschijnsel. Zoo trekt *Pelomyxa palustris* zich onder invloed van licht samen.

Eveneens treft men het optreden van een bewegingsdrang onder invloed van licht bij vele insecten aan. *Macroglossus Stellatorum* vliegt bij kunstlicht rond, terwijl bij uitdraaien van het licht het dier met gevouwen vleugels op den grond valt.

Ook het omgekeerde, een verminderen van de beweeglijkheid door lichtprikkels, komt bij insecten voor. *Dixippus-morosus* kruipt 's nachts rond, terwijl het overdag doodstil in elkaar zit, en wanneer het dier 's nachts tijdens het rondkruipen sterk wordt verlicht, staakt het onmiddellijk de bewegingen.

Sommige amoeben bewegen zich naar het licht toe, andere er van af; *Euglena* zendt, wanneer zij aan een zijde wordt verlicht, pseudopodiën uit en kruipt naar het licht toe (positieve phototropie), daarentegen wendt *Stentor coeruleus* zich juist van het licht af (negatieve phototropie).

Wij zagen, dat duiven zonder groote hersenen bij licht van matige sterkte zich naar de lichtbron toe begeven, bij heel fel licht daarentegen zich ervan verwijderen. Dit verschijnsel treft men eveneens bij primitieve dieren aan. *Daphnia*'s reageeren bij licht van matige intensiteit positief phototroop, bij licht van groote sterkte negatief phototroop.

Ook het zich bewegen in een kring om een lichtbron heen komt bij insecten voor en berust waarschijnlijk op een afwisselend op-

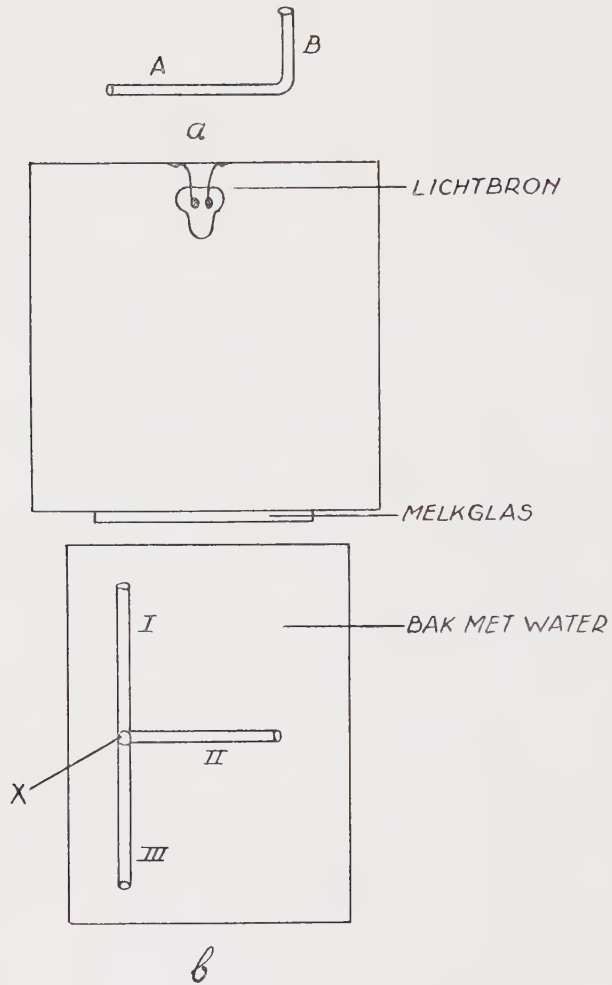
treden van positief en negatief phototropismus. Bewegen de dieren zich in het positief phototrope gebied, dan gaan zij naar het licht toe, waarbij de intensiteit der lichtsterkte toeneemt. De dieren overschrijden dan de grens van het negatief phototrope gebied en worden van de lichtbron afgestooten. Hierdoor beschrijven zij een zig-zaglijn, nu eens wat dichter bij de lichtbron komend, dan weer iets verder er van afgaand.

Het ronddraaien naar den kant van het intacte oog, dat duiven zonder groote hersenen vertoonen, wanneer een oog afgedekt of geëxstirpeerd is, komt eveneens bij insecten voor (Axenfeld). De photophielen onder hen bewogen zich in een cirkel naar den kant van het intacte oog, de photophoben naar den kant van het afgedekte oog. Tot de photophoben rekent Axenfeld de Skorpioen, Periplanata en Coccinella. Deze laatste is echter volgens Hess uitgesproken photophiel¹⁾.

Ook de besproken reacties der duiven zonder groote hersenen ten opzichte van contrasten treden bij lagere dieren op. Slakken hebben lichtzin-organen, die min of meer met onze oogen overeenstemmen en o. a. een lens en een retina bevatten. Deze dieren reageeren hoofdzakelijk op verlichte vlakken op donkeren en op donkere vlakken op verlichten achtergrond. Verder wijkt de soort *Helix* voor een wit karton op donkeren ondergrond, op een afstand van 1—2 m.M. van de oogen, uit en eveneens voor zwarte plekken op witten grond. Ook trekken zij den kop in, als een schaduw op hen geworpen wordt. De soort *Littorina* kruipt voornamelijk op zwarte vlekjes toe; door het neerleggen van zwarte kartonnetjes kan men ze langs een bepaalde baan laten kruipen. Deze dieren leven op rotsen. De kleine holen der rotsen vormen donkere plekken. De dieren kruipen op deze plekken toe en dringen de holen, waar zij beschut zijn, binnen.

De verhoogde bewegingsdrang onder invloed van lichtprikkels, het gaan naar de lichtbron van matige sterkte en het zich verwijderen van lichtbronnen van groote sterkte, dat duiven zonder groote hersenen vertoonen, evenals de reacties onder invloed van contrasten, zijn dus verschijnselen, die overeenkomen met de

¹⁾ C. H e s s. Gesichtssinn. Handbuch der Vergleichenden Physiologie von Hans Winterstein, Band IV, blz. 676. Gustav Fischer, Jena 1913.



Afb. 18.

Proefopstelling van Buytendijk.

(a) Buisje, van terzijde gezien.

(b) Proefopstelling, van boven gezien.

In x staat het verticale been *B* van het in (a) afgebeelde buisje. Het horizontale been *A* van het in Afb. (a) geschetste buisje kan van stand I via stand II naar stand III gedraaid worden (b).

Het verticale been blijft daarbij op de plaats.

optische reacties der lagere organismen, welke door phototropismus te verklaren zijn, waarbij echter niet vergeten moet worden, dat van het mechanisme van het phototropismus nog niets bekend is.

Volledigheidshalve zij nog vermeld, dat het aan B u y t e n d i j k bij lagere dieren (daphnia's) gelukt is, door „gewoonte vorming” het positief phototropisme tijdelijk te overwinnen, wat ons bij duiven zonder groote hersenen niet gelukte.

B u y t e n d i j k bracht daphnia's door middel van een recht-hoekig omgebogen buisje (afb. 18a) in een bak met water, welke aan een zijde door een gloeilamp verlicht werd (afb. 18b). Aan het eene been (B) van het buisje, dat verticaal geplaatst was, stak de opening boven het water uit. Hierin werden de daphnia's gebracht, die, door zich in het buisje voort te bewegen, door de opening van het andere, onder water gehouden, horizontale been (A) het buisje weer konden verlaten. Was de opening van het laatste buisje naar de lichtbron gericht, dan bereikten de dieren de uitgangsoopening het snelst en zonder dat ze vaak tegen den wand botsten (afb. 18b stand I). Werd daarentegen het buisje loodrecht op de lichtbron (in afb. 18b, stand II) geplaatst, dan botsten de dieren meer en dit was in nog sterker mate het geval als de uitgangsoopening van de lichtbron af gericht was (in afb. 18b, stand III). Na eenige dagen, bij voortdurend herhalen dezer proeven, werd het aantal botsingen voor het verlaten van het buisje bij de beide laatste standen veel geringer. Uit deze proeven blijkt volgens B u y t e n d i j k, dat daphnia's door gewoontevorming hun positief phototropismus kunnen wijzigen. Bij overeenkomstige proeven, waarbij duiven zonder groote hersenen in een glazen klok gezet waren, die aan eene zijde open was en welke in verschillende standen t. o. v. een lichtbron geplaatst werd, was, ook na herhaling der proeven gedurende meerdere dagen, nooit eenige duidelijke invloed van „gewoontevorming” te bespeuren.

Dit was evenmin bij andere proeven het geval. Zoo leerden duiven zonder groote hersenen het nooit af, naar een op een zijwand geprojecteerde donkere schaduwstreep te vliegen, hoewel ze daarbij telkens met den kop tegen den wand botsten.

Samenvatting.

Duiven zonder groote hersenen vertoonen in een verlichte ruimte een grooteren bewegingsdrang dan in een donkere. Plotseling donker maken heeft een nagenoeg onmiddellijk onbeweeglijk worden der dieren ten gevolge. Zij bewegen zich naar goedverlichte deelen eener zaal, blijven daarin en vermijden de donkere gedeelten.

Naar een lichtbron van matige intensiteit loopen of vliegen de dieren toe; een lichtbron van sterke intensiteit vermindert den bewegingsdrang en wordt ontweken. Soms wordt om een lichtbron zig-zagsgewijze in een kring heenbewogen. Ook sterk verlichte, glinsterende voorwerpen worden ontweken. De dieren vliegen naar lichtplekken en goed verlichte voorwerpen. Zij vliegen echter naar zwak verlichte plekken, strepen, of voorwerpen, wanneer deze een sterk contrast met de omgeving vormen. Ook wordt naar plekjes, korreltjes etc., die een sterk contrast met de onderlaag vormen, gepikt. Donkere ruimten, evenals schaduwplekken, worden ontweken en vermeden. Naar een schaduwlijn, die een sterk contrast vormt, vliegen zij echter toe, terwijl over een smalle schaduwstreep op den vloer heengestapt wordt. Van een 15 c.M. hoog blokje, geplaatst op een halfzijdig verlichte tafel, springen de dieren steeds op de verlichte helft der tafel. Is het blokje op een helder wit, met een booglamp sterk verlicht, karton geplaatst dan neemt het dier vaak den typischen ruststand in.

HOOFDSTUK V.

UITWIJK-REACTIES.

1. Uitwijken voor hindernissen tijdens loopen en vliegen.

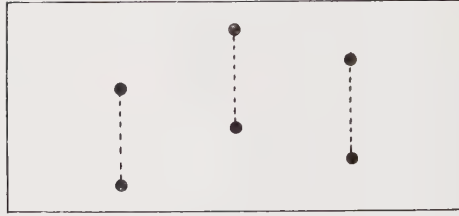
Duiven zonder groote hersenen vertoonen soms al de eerste dagen na de exstirpatie aanvalsgewijs een sterke neiging tot loopen. Nu eens steken zij de zaal daarbij dwars over, dan weer blijven zij de wanden volgen, soms de hoeken daarbij afsnijdend. Tijdens het loopen stooten de dieren niet tegen hindernissen aan, maar wijken voor alle voorwerpen uit en loopen er omheen. Op bepaalde gedeelten der experimenteerzaal stonden de voorwerpen zoo dicht op elkaar, dat slechts nauwe openingen hier tusschen overbleven. We zagen meerdere der geopereerde duiven hier-tusschen door wandelen, zonder een enkel voorwerp aan te raken.

In een kooi van ongeveer 1 M². grondoppervlak bevonden zich op een bepaald tijdstip 12 duiven zonder groote hersenen. Zoo nu en dan zag men de dieren druk rondloopen, steeds voor elkaar uitwijkend en botsingen voorkomend, zoodat men weinig den indruk kreeg van een fauna van dieren zonder groote hersenen.

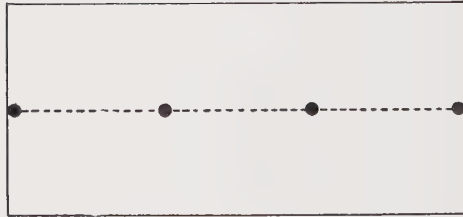
Om den invloed van optische prikkels eenigszins nauwkeuriger te bepalen, werden de volgende proeven verricht. In een zaal werden witte en zwarte dunne en dikke staven verticaal in den grond geslagen op onderlinge afstanden van ongeveer 15 c.M. Ook hier liepen de duiven tusschen door, slechts bij uitzondering een staaf aanrakend.

Ook voor minder massieve hindernissen gingen de dieren uit den weg. In een tafel werden dunne ijzeren staafjes twee aan twee op ongeveer 20 c.M. van elkaar geslagen en tusschen deze staafjes touwtjes gespannen, zoodat zich op de tafel 3 touwhekjes op onderlinge afstanden van ongeveer 30 c.M. bevonden (zie

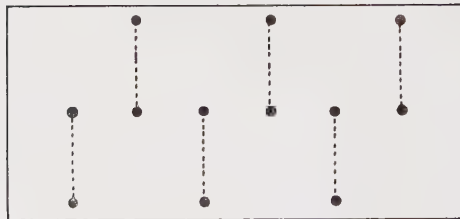
schema A). Tijdens de proeven werden de touwtjes af en toe verwisseld voor andere meer of minder dikke; nu eens werden zwarte, dan weer witte touwtjes genomen. Vaak ook werd de opstelling veranderd door omschakeling der touwtjes (schema B).



OPSTELLING A



OPSTELLING B



OPSTELLING C

Afb. 19.

Op een tweede tafel werden zes van deze touwtjeshekjes aangebracht (zie schema C), waardoor de onderlinge afstand 15 c.M. bedroeg.



Afb. 20.

Cinematographische opname van een, zig-zag tusschen de touwhekjes loopende, duif zonder groote hersenen. I
koorden gespannen. Het dier loopt om de hekjes



elkes zijn volgens schema I op de tafel geplaatst en tussen elk paar staven is een dubbel stel
 n, zonder de koorden aan te raken.



Afb. 21.

De touwhekjes zijn in elkanders verlengde geplaatst (schema B). De duif zond van de tafel naar het andere, zonder de koorden aan te raken. Onder het loo

Wij zagen verschillende der geopereerde duiven meerdere malen tusschen deze hekjes van het eene einde der tafel naar het andere loopen, zonder een der hekjes met kop of borst aan te raken (zie afb. 20 en 21). Naderde het dier een touwhekje, dan liep het soms gedeceideerd er om heen, soms eerst na eenige aarzeling, terwijl andere malen het aarzelen door een terugkeeren op zijn weg gevolgd werd. Natuurlijk konden de dieren niet steeds een aanraking vermijden, vooral niet bij de opstelling C.

Tusschen elk paar staven waren meestal 2 touwtjes gespannen, 3 en 4 c.M. van elkaar, ter hoogte van den kop van het dier. Werd slechts een touwtje gespannen, dan stootte het dier zich duidelijk meer. Daarentegen had het geen duidelijken invloed, of men dunne touwtjes, of dikkere koorden nam en evenmin of de kleur wit of zwart was. Alleen, wanneer heel dun, zwart naaigaren tusschen de staafjes gespannen werd, liepen de dieren er meer frequent tegen aan. Het gedrag dezer dieren werd met dat van normale, gekortwiekte duiven vergeleken. Ook deze stieten zich soms tegen de touwhekjes en deden dit eveneens vaker tegen enkel, dan tegen dubbel gespannen draadjes of koorden, terwijl ook zwart naaigaren door deze dieren niet werd opgemerkt. Het is trouwens bekend, dat tuinlieden, na het zaaien, den grond bespannen met dun zwart garen. Vogels vliegen en loopen daar tegenaan en vluchten dan weg. Ook normale vogels schijnen dus dunne, zwarte draden niet op te merken.

Toch vertoont het gedrag der normale duif verschillen met dat van de duif zonder groote hersenen. Aan een hekje gekomen, loopt de normale meestal niet er omheen en keert evenmin terug, maar loopt òf er onderdoor, den kop bukkend, òf fladdert er overheen.

Nog op andere wijze laat zich een merkwaardig verschil tusschen normale duiven en duiven zonder groote hersenen demonstreeren. Worden de koorden tusschen de staafjes niet ter hoogte van den kop aangebracht, maar slechts 1 of 2 centimeter boven den grond gespannen, dan stappen normale duiven er overheen, terwijl duiven zonder groote hersenen struikelen. Dit verschijnsel is daarom merkwaardig, omdat bij duiven de kop ongeveer 10 à 12 centimeter vóór de pooten uitsteekt. Bij duiven is dus de kop de laag gespannen koorden reeds voorbij, als de pooten er nog

vóór zijn. Een normale duif tilt nu den poot, zonder de touwtjes aan te raken, op; een duif zonder groote hersenen niet. De eerste heeft dus het vermogen, om op een ontvangen optischen prikkel eerst na eenigen tijd te reageeren, terwijl de duif zonder groote hersenen dit vermogen blijkbaar mist.

Moet het uitwijken voor hindernissen als een optische reactie opgevat worden? Schra der vindt dit vanzelfsprekend. „Von Anbeginn an sind diese Bewegungen durch Gesichtseindrücke bestimmt”. Maar het is bekend, dat op jeugdigen leeftijd blindgeworden en blindgeboren menschen soms leeren, alle mogelijke hindernissen uit den weg te gaan en zelfs den aard der hindernissen kunnen bepalen, zonder deze aan te raken. Hier hebben zich dus sensibiliteitsreceptoren tot een bijzondere gevoeligheid ontwikkeld. Exstirpeert men echter normale duiven of duiven zonder groote hersenen de oog en, dan blijkt dat deze dieren zich nog maanden na de operatie aan de eerste de beste hindernis stooten en van een invloed van sensibiliteitsreceptoren is niets te bespeuren. *Het uitwijken berust dus werkelijk op optische prikkels.*

Niet alleen tijdens het loopen, maar ook bij het vliegen wijken duiven zonder groote hersenen voor hindernissen uit. Zoo vliegen deze dieren vaak verscheidene malen een leege zaal rond, zonder tegen de wanden aan te botsen. Ook wijken zij, zooals we in hoofdstuk IV zagen, reeds op grooten afstand uit voor hel verlichte, blinkende voorwerpen. Toch ziet men onder bepaalde omstandigheden de dieren wel tegen een muur aanvliegen. Wordt de op één meter van den muur verwijderde onderlaag van een rustig zittende duif zonder groote hersenen plotseling weggetrokken, dan vliegt het dier vaak tegen den wand aan. Waarschijnlijk is de afstand tot den muur dan te gering en kan het dier onder deze omstandigheden zijn bewegingsrichting niet snel genoeg veranderen, om de hindernis te ontgaan.

Het is ons niet gelukt, alle factoren te vinden, waardoor de afstand, waarop het dier begint uit te wijken, bepaald wordt, wel echter, eenige invloeden vast te stellen.

Zoo nadert een duif zonder groote hersenen, voor zij gaat uitwijken, horizontaal gespannen koorden dichter dan een groot vlak, terwijl het dier voor zwart garen pas zoo laat uitwijkt, dat het

er vaak tegen aanstoot. Verder begint het veel eerder uit te wijken voor een sterke lichtbron, dan voor een zwakke.

Op den afstand, waarop het uitwijken begint, schijnen dus zoowel de lichtintensiteit, de grootte en het contrast, dat het voorwerp met de omgeving vormt, van invloed te zijn.

Voor een gelijkmatig, zwak belichten spiegel wijken de dieren soms niet uit, soms eerst op geringen afstand. In het laatste geval heeft het uitwijken vermoedelijk voor het eigen spiegelbeeld plaats. De dieren loopen dan na het uitwijken vaak parallel aan den spiegel, waarbij hun spiegelbeeld steeds op denzelfden afstand blijft.

Het gedrag der duiven zonder groote hersenen stemt hierbij in meerdere opzichten overeen met dat der normale. Ook deze stooten tegen zwarte draden aan, eveneens tegen glasplaten, terwijl ze ook een spiegel dicht naderen en voor een sterke lichtbron eerder uitwijken, dan voor een zwakke. Echter bestaan er in andere opzichten groote verschillen. Zoo oefent een speciale aard van het voorwerp bij duiven zonder groote hersenen geen, bij normale duiven wel een invloed op de uitwijkreacties uit. De duif zonder groote hersenen wijkt voor een bak, gevuld met voeder, net uit als voor ieder ander voorwerp, terwijl de normale er op toe loopt. Ten opzichte van een kat of hond gedragen de eerste zich, alsof deze dieren doode voorwerpen zijn, terwijl de laatste reeds op grooten afstand snel wegvluchten. Wordt in een kooi, waarin zich een aantal intacte duiven en duiven zonder groote hersenen bevindt, een heldere glasplaat aangebracht zoodanig, dat de ruimte hierdoor in tweeën verdeeld is, dan ziet men zoowel de duiven zonder groote hersenen, als de normale, bij het glas aangekomen, dit laatste dicht naderen en er tegen aan stooten.

Evenwel is er in het verdere gedrag een groot verschil. De normale duif blijft, vooral als zich in het andere gedeelte van de kooi soortgenooten bevinden, of wanneer daar voedsel aanwezig is, steeds bij den glazen wand. Zij loopt voor het glazen tusschen-schot heen en weer, zich voortdurend stootend en fladdert er zoo nu en dan tegen op. Dit gaat zoo eenigen tijd door, maar ten slotte geeft zij toch haar pogingen, om naar de andere zijde der glasplaat te komen, op.

De volgende dagen herhaalt zich weer dezelfde onrust bij de glazen afscheiding, maar worden de pogingen van het dier, om naar den anderen kant te komen, allengs minder en ten slotte reageert het dier na enkele dagen ten opzichte van de glasplaat niet anders, dan tegenover de andere wanden. Toch kan men steeds weer het eigenaardig gedrag voor de ruit te voorschijn roepen. Jaagt men bijvoorbeeld het dier op, dan stoot en botst het weer loopend en fladderend tegen de glasplaat op, als verwacht het langs deze zijde een uitweg te vinden.

Duiven zonder groote hersenen stooten, aan de glazen plaat gekomen, herhaaldelijk met den snavel er tegen aan, maar zij trachten nimmer er langs te komen. Het eenige verschil met het uitwijken voor massieve hindernissen is hier, dat zij voor een glasplaat pas uitwijken, wanneer zij er tegen aanstooten, terwijl zij andere hindernissen reeds op eenigen afstand omgaan.

Zeer interessant is het verschil in gedrag van normale duiven en duiven zonder groote hersenen, indien men in bovengenoemde proeven de glasplaat vervangt door een spiegel. Een normale duif nadert de spiegelruit tot de snavel er tegen aantikt, staat dan plotseling stil, wijkt enkele malen naar links of rechts uit, loopt heen en weer voor den spiegel en pikt soms heftig tegen den spiegel aan. Een bronstige doffer begon, bij den spiegel gekomen, luid koerend in het rond te draaien en vloog met opgezette veeren en breed uitgespreiden staart, de kop recht vooruit, op zijn eigen spiegelbeeld af. Het dier bleef steeds in de nabijheid van den spiegel en was slechts door het werpen van graankorrels in een anderen hoek van de kooi te lokken.

Een duif of doffer zonder groote hersenen daarentegen loopt aan den kant van den spiegel slechts iets verder door, dan bij de andere zijwanden, soms stoot het dier zelfs met den snavel tegen den spiegel aan, maar loopt dan verder, waarbij het nu eens zijn richting ongeveer 180° verandert en terug loopt, dan weer ongeveer evenwijdig aan zijn spiegelbeeld verder gaat. Echter blijft het dier nooit langer bij den spiegel, dan aan een der andere zijden van de kooi. Het spiegelbeeld van zichzelf verwekt alleen soms een uitwijken, echter niet de overige reacties, die de normale dieren vertoonen.

Ook tijdens de vlucht worden door duiven zonder groote hersenen de muren der zaal ontweken, echter tegen de vensters aangevlogen. Voor een, aan den wand bevestigden, spiegel wijken de dieren eveneens uit, hoewel later, dan voor den muur. De vraag doet zich nu voor, of het dier voor den spiegel uitwijkt, omdat deze een blinkend voorwerp is, dan wel, of het voor zijn eigen spiegelbeeld opzij gaat. Het eerste speelt waarschijnlijk geen rol, wanneer de spiegel, zooals bij onze proeven, geplaatst is in een zaal met gedempt licht. Bij deze proeven weken de dieren dan ook pas op korten afstand van den spiegel uit, terwijl blinkende vlakken, zooals wij zagen, door duiven zonder groote hersenen reeds op grooten afstand worden vermeden.

Ook pleit de volgende waarneming er tegen, dat bij onze proeven het glinsteren van den spiegel een rol van beteekenis speelde. Houdt men een stokje vlak tegen den spiegel en wordt vervolgens de duif zonder groote hersenen op eenigen afstand door wegtrekken der onderlaag tot vliegen gebracht, dan vliegt het dier naar het stokje, waardoor het noodwendig tegen den spiegel aanbotst. Het dier nadert daarentegen een sterk blinkend oppervlak nooit zoo dicht, dat het er tegen aan vliegt.

Merkwaardig is, dat het dier bij deze proefopstelling ook niet voor zijn eigen spiegelbeeld uitwijkt. Misschien wordt dit veroorzaakt, doordat het dier het stokje fixeert en daardoor de oogen niet scherp op het spiegelbeeld zijn ingesteld.

2. Reacties op naderende voorwerpen (vluchtreacties).

Nadert men den kop van een duif zonder groote hersenen, terwijl deze stil zit, van voren, dan vliegt of loopt het dier niet weg. Wel trekt het soms, als het naderende voorwerp op 10—15 centimeter afstand gekomen is, den kop in. Wordt de kop van terzijde genaderd, dan wendt deze zich vaak meer en meer naar den anderen kant en tenslotte verzet het dier soms de pooten enkele passen zijwaarts. Vaak echter blijven ook deze reacties uit en gelukt het, een vinger tot op de cornea te brengen, zonder dat het dier eenige reactie vertoont. Een toesluipende kat of een toeloopende hond veroorzaakt bij het stilzittende dier evenmin een wegvluichten. Nadert men daarentegen met een hand, terwijl het dier *loopt*, dan wijkt

het als voor een stilstaand voorwerp uit, en al naar de hand van voren, rechts of links nadert, kan men de looprichting doen omkeeren of naar links en rechts doen afwijken. Ook voor een naderenden hond of kat wijkt het dier slechts uit en vliegt niet, als een normale duif, weg. Wanneer men het loopende dier van achteren en opzij met een hand nadert, treedt reeds *op een afstand van 1 meter* een soort vluchtreactie op; het dier gaat veel sneller en vaak zig-zag loopen, en maakt soms eenige slagen met de vleugels. Een enkele maal gebeurt het zelfs, dat het dier wegvliegt. Dezelfde resultaten treden op, als men op genoemden afstand achter het loopende dier met een witten doek zwaait. Wordt de achtervolging voortgezet, dan ziet men, wanneer de hand het dier op korten afstand van achteren genaderd is, dat het niet meer reageert. Het gaat dan weer in het gewone tempo loopen, of neemt den typischen ruststand aan.

De duif zonder groote hersenen reageert dus verschillend, al naar het voorwerp van voren, of van ter zijde, of van achteren het dier nadert. In het laatste geval reageert het dier reeds, als het voorwerp tot op $\frac{1}{2}$ à 1 M., in de beide eerste gevallen pas, als het voorwerp op 10—15 c.M. het dier genaderd is. De oorzaak van dit verschijnsel, dat ook duiven zonder groote hersenen vertoonen, waarbij een der oogen geëxstirpeerd is, berust waarschijnlijk op den bouw van het duivenoog. De retina heeft bij duiven twee foveae¹⁾, een excentrische of laterale fovea, die in het achterste deel van de retina ligt en welke dient voor het zien van voorwerpen op korten afstand, en een centrale fovea, in het midden van de retina gelegen, welke gebruikt wordt voor het zien op groteren afstand (afb. 22). Bij zien naar voorwerpen op korten afstand is de snavel naar het voorwerp gericht en vallen beelden op de beide excentrische foveae; bij zien in de verte houdt het dier den kop zijdelings gericht en vallen de beelden slechts op één centrale fovea. In het eerste geval maakt het dier dus gebruik van het binoculaire, in het laatste van een monoclair gezichtsveld.

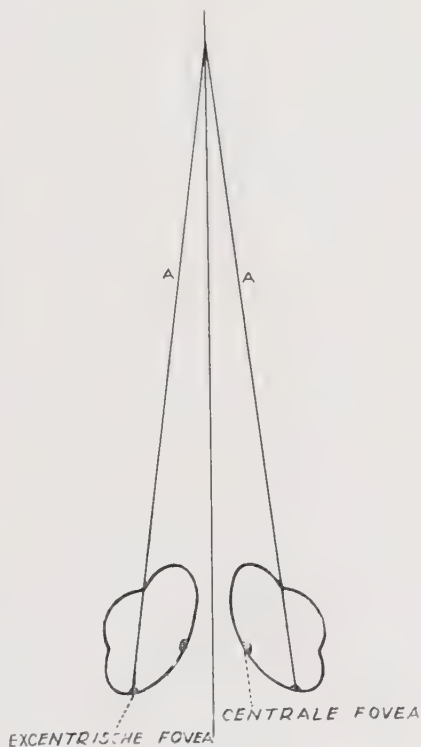
¹⁾ A. Rochon-Duvigneaud. Topographie et fonctions des foveae centrales et des foveae latérales chez les Oiseaux. Annales d'Oculistique, Band 158, blz. 560, 1921.

Voor de opvatting, dat intacte vogels zich voor de verte van één centrale fovea, voor dichtbij zich daarentegen van de beide excentrische foveae bedienen, pleiten de volgende door ons gedane waarnemingen.

Strooit men voor rustig op een, enkele meters hoog opgesteld, rek zittende duiven graankorrels op den grond, dan schrikken de dieren op, loopen wat heen en weer, kijken om zich heen en richten weldra den hals naar beneden, waarbij de kop tevens in zijligging gedraaid wordt, zoodat het eene oog naar beneden, het andere naar boven is gericht. Kort daarop vliegen zij naar beneden en daar aangekomen, beginnen zij naar de korrels te pikken, waarbij de kop in den mediaanstand staat en de snavel naar de korrels is gericht.

Ook ziet men herhaaldelijk, dat kippen den kop zijwaarts draaien, als een zwerm vogels hoog in de lucht de aandacht trekt. De dieren richten dan slechts één oog op den zwerm in de lucht, terwijl het andere

naar den grond wijst. Loopen daarentegen eenige vreemde vogels, of andere dieren voorbij hun hok, dan volgen zij met gerekten hals, de kop recht vooruit, de bewegingen van die dieren. Een op het nest zittende duif richt, wanneer men op enkele meters



Afb. 22.

Stralengang bij het binoculaire zien.
De stralen A komen op de excentrische foveae.

afstand de kooi, waarin het dier zich bevindt, nadert, den kop steeds zoo, dat zij den naderenden persoon slechts met één oog kan waarnemen. Bij het op dezen afstand om de kooi heenloopen, wordt de kop steeds zoo gedraaid, dat het eene oog naar het bewegend object gericht blijft. Komt men echter dichterbij en wordt een hand in de kooi gebracht, dan richt het dier zijn snavel op de naderende hand en volgt hiervan, op het nest rond-draaiend, elke beweging.

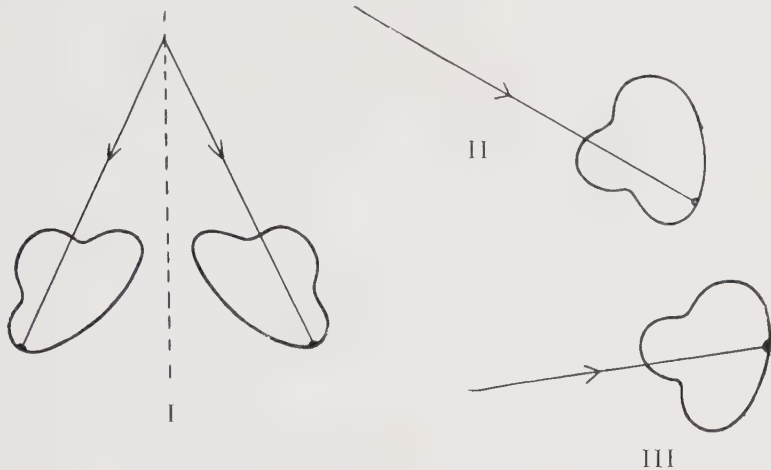
Het feit, dat duiven zonder groote hersenen op van achter naderende voorwerpen reeds op een afstand van 1 M. reageeren, wordt waarschijnlijk veroorzaakt, doordat hierbij het beeld op een der centrale foveae, bij naderen van voren, of van zijdelings voor, het beeld daarentegen op een der excentrische foveae valt.

Ook bij andere dieren met overeenkomstigen stand van de oogen is bekend, dat deze bij het naderen met een voorwerp van voren, eerst veel later wegvluchten, dan bij naderen van terzijde en achter. Dit is bijvoorbeeld het geval bij visschen. Bij naderen met een net of strik van voren af, zijn deze dieren makkelijker te vangen, dan bij naderen van achteren of van terzijde.

In het volgende schetsje (afb. 23) is de gang der lichtstralen aangegeven bij het naderen met een voorwerp van voren in de mediaanlijn (I), van terzijde en eenigszins van voren (II) en bij het naderen van links terzijde en achter (III).

Het maakt dus den indruk, dat bij duiven zonder groote hersenen over de fovea centralis alleen voorwerpen op afstanden van $\frac{1}{2}$ à $1\frac{1}{2}$ M. motorische reacties kunnen opwekken, dichterbij gelegen voorwerpen daarentegen niet, terwijl over de excentrische foveae alleén dichterbij gelegen voorwerpen motorische reacties te voorschijn roepen. Merkwaardig in dit opzicht is de waarneming, dat duiven zonder groote hersenen, op de draaischijf voor een spiegel geplaatst, alleen optischen nystagmus vertoonen, wanneer men bij het draaien in de richting van de wijzers van de klok de duiven met de linker zijde voor den spiegel zet. Door de labyrinthwerking wordt de kop naar de linker zijde gewend, zoodat de snavel tijdens het draaien naar den spiegel gericht is en de spiegelbeelden op de excentrische foveae komen. Plaatst

men de dieren daarentegen recht voor den spiegel, dan is tijdens het draaien, door de wending van den kop naar links, het rechter oog naar den spiegel gewend en komen de stralen der spiegelbeelden op de centrale fovea van dit oog, hetgeen geen optischen nystagmus ten gevolge heeft.



Afb. 23.

- I. Bij naderen met een voorwerp van geringe grootte van voren in de mediaanlijn, kunnen de stralen van dit voorwerp alleen op de excentrische foveae vallen. Is het voorwerp dichtbij, dan zal hiervoor convergentie noodig zijn.
- II. Bij naderen van terzijde en voren, vallen de stralen eveneens nog op de excentrische fovea.
- III. Naderen van terzijde en achteren geeft beelden van het voorwerp op de centrale fovea.

Het al of niet optreden van motorische reacties schijnt dus ook mede door de richting der invallende stralen bepaald te worden.

Volgens Schleich¹⁾ kunnen vogels door middel van het pecten het binoculaire van het monoculaire gezichtsveld scheiden; bij pikken naar korrels op den grond worden de centrale foveae dan afgedekt.

¹⁾ Schleich. Das Schvermögen der höheren Tiere. Antrittsrede Tübingen 1896.

Daar duiven zonder groote hersenen voor dichtbij van voren of van ter zijde naderende voorwerpen ook uitwijken, wanneer een der oogen geëxstirpeerd is, speelt de convergentie vermoedelijk geen, of slechts een geringe rol voor het opwekken van uitwijkreacties.

Ook is het nog niet geheel zeker, of duiven convergeeren. Volgens J. Müller en A. Tschermak kunnen vogels niet convergeeren. Bartels daarentegen meent, dat de meeste vogels een, zij het ook geringe, convergentiebreedte bezitten.

Zie o.a. J. Ovio. *Anatomie et Physiologie de l'oeil dans la serie animale*. Parijs, Felix Alcan, 1927, blz. 631.

Of de uitwijkreacties voor dichtbij naderende voorwerpen direct door de retinaprikkels, of secundair door de accomodatie, bijv. door prikkels, uitgaande van de accomodatiespieren, worden te voorschijn geroepen, kon nog niet met zekerheid worden vastgesteld.

Normale duiven zijn, volgens meerdere onderzoekers, wanneer het oog in rust is, 2 dioptrieën hypermetroop ¹⁾, zoodat zij voor de verte, om een scherp beeld op de retina te krijgen, twee dioptrieën moeten accomodeeren. Het maximale accomodatievermogen bedraagt 8—10 dioptrieën, die aangewend worden bij het zien op korten afstand, dus bijvoorbeeld, als het dier naar korrels op den grond pikt ²⁾.

Wij hebben voor normale duiven en duiven zonder groote hersenen met behulp van den skiaskoop de refractie bepaald en nu eens een hypermetropie van twee dioptrieën, dan weer een emmetropie gevonden. De dieren schijnen dus in de donkere kamer gemakkelijk hun hypermetropie op te heffen. Hoe de refractie verandert, indien met een voorwerp wordt genaderd, konden we niet bepalen; een duidelijke, sterke accomodatie werd nooit waargenomen, ook niet bij normale. Maar, daar duiven zonder groote hersenen, evenals normale, naar oneffenheden op den grond pikken,

¹⁾ A. Pütter. *Organologie des Auges*. Handbuch der gesamten Augenheilkunde, Band II, Afd. I, blz. 285. Uitgegeven door Prof. Dr. Theodor Saemisch in Bonn. Wilhelm Engelmann, 1908.

²⁾ J. Ovio. *Anatomie et Physiologie de l'oeil dans la serie animale*, blz. 487. Parijs, Felix Alcan, 1927.

is het toch zeer waarschijnlijk, dat het accommodatievermogen van duiven zonder groote hersenen intact is.

Om te onderzoeken, welken invloed de accommodatie heeft op het uitwijken voor hindernissen, of naderende voorwerpen, is getracht het gedrag der dieren tijdens verlamming en kramp der accommodatie na te gaan. Hierbij bleek echter, dat accommodatieverlammende middelen op oogen van duiven nagenoeg geen invloed uitoefenen.

Sulfas atropini, dat bij menschen in concentratie van $\frac{1}{2}$ —2 % een pupilverwijding en accommodatieverlamming geeft, heeft bij indruppelen in het duivenoog geen verandering van pupilgrootte en skiastopisch geen verandering der refractie ten gevolge, zelfs niet in concentraties opstijgend van $\frac{1}{2}$ tot 20 %.

De reacties op naderen met een voorwerp blijven geheel onveranderd. Wel vermindert de bewegingsdrang der dieren en ook treedt soms braken op. Een enkel dier vertoonde bij een concentratie van 20 % een protrusio van den oogbol.

Hydrobromas homatropini in 2 % oplossing geeft bij menschen eveneens pupilverwijding en accommodatieverlamming. Bij duiven konden wij echter geen pupilverwijding en skiastopisch geen verandering der refractie vaststellen. Ook is er geen verandering te zien in de reacties op naderende voorwerpen; wel weer een verminderde bewegingsdrang.

Hydrochloras euphthalmi 5—10 % oplossing, dat bij menschen pupilverwijding, maar nagenoeg geen accommodatieverlamming geeft, heeft op het duivenoog in het geheel geen invloed, daarentegen vermindert wel de bewegingsdrang en treedt soms braken op.

Het is ons noch door indruppelen, noch door het per os toedienen, of door subcutane en intramusculaire injectie van deze middelen gelukt, de accommodatie te verlammen.

Van de, bij den mensch accommodatiekramp verwekkende, middelen blijkt bij duiven het *pilocarpine* in concentraties van $\frac{1}{2}$ tot 10 % eveneens geheel zonder invloed op de grootte van de pupil en de refractie van het oog te zijn. Wel veroorzaakt het weer, evenals de accommodatieverlammende middelen, vooral in hoogere concentraties, braken.

Een duidelijke invloed is echter waar te nemen van *eserine* (*sol. salicylas eserini* $\frac{1}{4}$ %). Duiven zonder groote hersenen vertoonen onder invloed van *eserine* een sterke pupilvernauwing, terwijl skiaskopisch blijkt, dat het dier 4 à 5 dioptrieën myoop is. Ook thans treedt weer een verlies van bewegingsdrang op, waardoor verscheidene reacties niet kunnen worden nagegaan. De dieren vertoonen nu het merkwaardige verschijnsel, dat, bij naderen van het met *eserine* ingedruppelde oog van achteren-terzijde, de vluchtreacties uitblijven, daarentegen bij naderen van voren of van voren-terzijde op een afstand van 12 tot 13 centimeter een zeer levendige vluchtreflex optreedt. Terwijl de duiven zonder groote hersenen, op het naderen van een voorwerp van voren-terzijde tot ongeveer 15 cm., slechts den kop een weinig intrekken, bewegen de duiven na indruppelen met *eserine* den kop zoo ver zijwaarts of achteruit, dat zij vaak hun evenwicht verliezen en naar den tegenovergestelden kant of achterover dreigen te vallen. Deze waarneming is merkwaardig, omdat bekend is, dat vele myope dieren zeer levendige vluchtreflexen hebben. Zoo is aangetoond, dat ongeveer 40 % der paarden myoop is en dat vooral deze myope dieren bijzonder schichtig zijn. (Zie C. H e s s, Gesichtssinn. Handbuch der vergleichenden Physiologie, Deel IV, blz. 676, 1913).

Uit onze waarnemingen na indruppelen van *eserine* blijkt dus, dat door accommodatiekramp de reacties op naderende voorwerpen sterk worden gewijzigd. Of echter de uitwijkreacties direct door de retina prikkels of secundair door de accommodatie tot stand komen, wordt hierdoor niet bewezen.

De reacties op naderende voorwerpen van duiven zonder groote hersenen vertoonen weer typische verschillen met die van normale duiven. Ten eerste heeft de speciale aard van het naderende voorwerp geen enkelen invloed op de reacties. Voor een naderenden hond of kat, voor een duif van gelijke of verschillende sexe, wijken duiven zonder groote hersenen op geheel dezelfde wijze uit. Ook op het naderen met den voederbak reageeren zij niet anders, dan op het naderen met de hand, zelfs al heeft het dier dagen lang gehongerd.

Ten tweede veroorzaken naderende voorwerpen bij duiven

zonder groote hersenen veel minder gauw een opvliegen van den grond. Naderende voorwerpen vermogen dus den invloed van het contact der pooten met den grond bij normale duiven veel spoediger op te heffen, dan bij duiven, waarbij de groote hersenen geëxstirpeerd zijn.

Samenvatting.

Duiven zonder groote hersenen wijken tijdens het loopen voor de verschillende in den weg staande voorwerpen uit, zonder deze aan te raken. Zij doen dit zoowel voor massieve voorwerpen, als voor dunne verticale staven en eveneens voor horizontaal gespannen koorden; daarentegen wordt voor een glazen wand eerst na aanraking uitgeweken.

Voor horizontale koorden wordt alleen uitgeweken, als deze ter kop-borsthoogte gespannen zijn. Over laag bij den grond gespannen koorden struikelen de dieren. Voor dubbel gespannen koorden wordt regelmatig zonder aanraken uitgeweken dan voor enkele koorden. Het maakt geen duidelijk verschil, of de koorden meer of minder dik, zwart of wit zijn, alleen zwart garen wordt niet ontweken. Hiertegen loopen de dieren steeds aan.

Verder wijken de dieren ook uit voor schaduwen. Voor een spiegel wordt eveneens uitgeweken, evenwel pas op korteren afstand, dan voor een niet spiegelend vlak. Waarschijnlijk wijken de dieren hierbij voor hun spiegelbeeld uit.

Ook tijdens de vlucht vliegen de dieren niet tegen wanden, balken en gespannen koorden, evenmin tegen een spiegel, daarentegen wel tegen een doorzichtigen glazen wand aan.

Bij deze reacties gedragen de duiven zonder groote hersenen zich anders, dan intacte in zooverre, dat de laatste niet over laag gespannen koorden struikelen, maar er over heen wippen, terwijl ze voor hoger gespannen koorden zich bukken en er onder door gaan, of er over heen fladderen, terwijl de duiven zonder groote hersenen eenvoudig uitwijken. Buitendien wijkt een duif zonder groote hersenen voor den voederbak, voor een kat of hond, etc. op geheel eendere wijze uit, als voor ieder ander onverschillig voorwerp.

De factoren, die het uitwijken bepalen, konden niet alle vast-

gesteld worden. Wel spelen echter weer de lichtintensiteit en het contrast, dat de voorwerpen met de omgeving maken, een groote rol en bepalen ook deze factoren vooral den afstand, waarop voor de voorwerpen uitgeweken wordt (zie hoofdstuk IV).

Een stil zittende duif reageert nagenoeg niet op naderende voorwerpen, alleen trekt zij soms den kop in, of wendt dezen af, als het voorwerp, bijv. een hand, op $\pm 10-15$ cm. afstand genaderd is. Daarentegen vertoont zij *tijdens loopen* wel vluchtreacties op naderende voorwerpen. Voor een voorwerp, dat van voren, of van voren en ter zijde dichterbij komt, wordt op een afstand van $10-15$ cm. uitgeweken, voor van achteren en van achteren en ter zijde naderbij komende voorwerpen vlucht het dier echter reeds op een afstand van 1 M. Het dier gaat dan sneller en zig-zag loopen en fladdert soms. De mogelijkheid werd besproken, of dit verschil in gedrag al naar de voorwerpen van voren of van achteren naderen, misschien op het aanwezig zijn van 2 foveae in elk der oogen berust.

Het gelukte niet uit te maken, of de uitwijkreacties voor voorwerpen op $10-15$ cm. afstand direct door de retina prikkels of indirect door prikkels, uitgaande van de accommodatiespieren, te voorschijn roepen worden. De verschillende, bij den mensch verlamming der accommodatie veroorzakende, middelen bleken bij de duif onwerkzaam te zijn. Wel gelukte het met behulp van eserine een accommodatiekramp op te wekken. Op $10-15$ cm. van voren en ter zijde genaderde voorwerpen werd door deze dieren veel heftiger gereageerd.

Ook bij de reacties voor naderende voorwerpen vertoonen de duiven zonder groote hersenen weer duidelijke verschillen met normale duiven. Zoo wordt ook hierbij weer op levenlooze voorwerpen geheel eender gereageerd als op levende. Verder veroorzaken naderende voorwerpen bij duiven zonder groote hersenen nagenoeg nooit een opvliegen van den grond.

HOOFDSTUK VI.

REACTIES ONDER INVLOED VAN AFSTAND.

1. Invloed van den afstand op de keuze van een steunpunt.

Wanneer men een normalen vogel in een gesloten ruimte in de lucht werpt, vliegt het dier herhaaldelijk tegen verschillende hindernissen aan, tot het tenslotte langs den muur fladderend den grond bereikt. Dit merkwaardige gedrag van een normaal dier bewijst voldoende, dat tijdens de vlucht van opgeworpen vogels, de optische reacties min of meer geremd zijn. Na een reeks van proefnemingen zagen wij, dat dit veel minder het geval was, wanneer men onder het rustig zittende dier het steunvlak plotseling wegneemt. Zoodra het dier vrij in de lucht komt, begint het te vliegen, onverschillig, of het al of niet in het bezit is van de groote hersenen. In beide gevallen zet het dier zich na een kortere of langere vlucht op een in de zaal aanwezig steunpunt neder. De wijze, waarop een dier zonder groote hersenen zich daar op neerlaat, onderscheidt zich in geen enkel opzicht van die van de normale duiven. Bij het verlaten van de onderlaag zijn de pooten gestrekt en de teenen gespreid, terwijl tijdens de vlucht de pooten opgetrokken en de teenen gebogen zijn. De kop is gericht naar het doel. Bij naderen van het steunpunt worden de pooten naar voren bewogen en de teenen gespreid, zoodat deze laatste iets voor den kop uitsteken. Bij het aankomen op den rand, omklemt het dier dezen met de teenen en wordt de romp omhoog bewogen, door de vleugels naar beneden voor te bewegen. (Zie verder de cinematographische opname, afb. 24 en 25).

Bij de hierna te beschrijven proeven is altijd het dier door het wegtrekken van de onderlaag tot vliegen gedwongen geworden.

Wanneer bij een vliegende duif zonder groote hersenen de keuze van een steunpunt nagegaan wordt, dan schijnt daarin de grootst mogelijke willekeur te bestaan. Bij nauwkeurige waarneming echter blijkt de afstand, waarop de steunpunten van de duif verwijderd zijn, invloed uit te oefenen. De volgende reeks van proeven bewijst dit.

Werd in een zaal, waarin geen ander voorwerp aanwezig was dan een ongeveer 1 Meter hooge tafel, bij een, zich op 2 Meter boven den grond (dus 1 Meter boven de tafel) bevindende, duif zonder groote hersenen de onderlaag weggetrokken, dan vloog het dier steeds omlaag en op de tafel (afb. 24). Deed men hetzelfde, wanneer de onderlaag 30 centimeter lager dan het tafelblad was geplaatst, dan vloog het dier omhoog op de tafel (afb. 25). Bracht men het steunvlak van de duif op gelijken afstand van het tafelblad en den grond, dan vloog het dier nu eens op de tafel, dan weer naar den grond. Werd het steunvlak nog lager geplaatst, dan vloog het dier steeds naar den grond.

Zooals hierboven beschreven, vloog de duif van een hoog gelegen steunvlak op de tafel. Werd nu echter een rek op de tafel geplaatst (zie afb. 26), dan bleek het dier dit nieuwe, dichterbij gelegen, steunpunt te verkiezen boven het tafelblad. Uit deze proeven blijkt, dat het dier het dichtstbij gelegen voorwerp tot nieuw steunpunt kiest, onverschillig, of dit hooger of lager gelegen is dan de overige.

Bij duiven zonder groote hersenen maakt het bij de keuze van een steunpunt vaak verschil of het voorwerp zich rechts of links van het dier bevindt. Dit wordt veroorzaakt door het feit, dat, na de extirpatie der groote hersenen, een deel der dieren bij voorkeur in een hoog naar links, een ander deel bij voorkeur naar rechts vliegt ¹⁾. Vertoont het dier neiging, om naar rechts te vliegen, dan kiest het prompt een steunpunt, dat dichtbij en rechts van het dier gelegen is, daarentegen niet een dichtbij en links van het dier zich bevindend steunpunt (afb. 27).

De invloed van den afstand blijkt ook overtuigend uit de volgende proef. Op ongeveer 2 meter afstand van het steunvlak, waarop een duif zonder groote hersenen was gezeten, werd als

¹⁾ Ook zoogdieren vertoonen na extirpatie der groote hersenen de neiging, bij loopen in een bepaalde richting zijwaarts af te wijken.



Dier met groote hersenen. Bij weg
 Nr. 7/ Het dier verlaat de or
 " 1 en 10/ Het dier heeft steeds
 " 11 en 12/ Tijdens de vlucht hou
 " 19 en 20/ Bij naderen van de ta
 " 21 en 22/ Het dier omgrijpt met

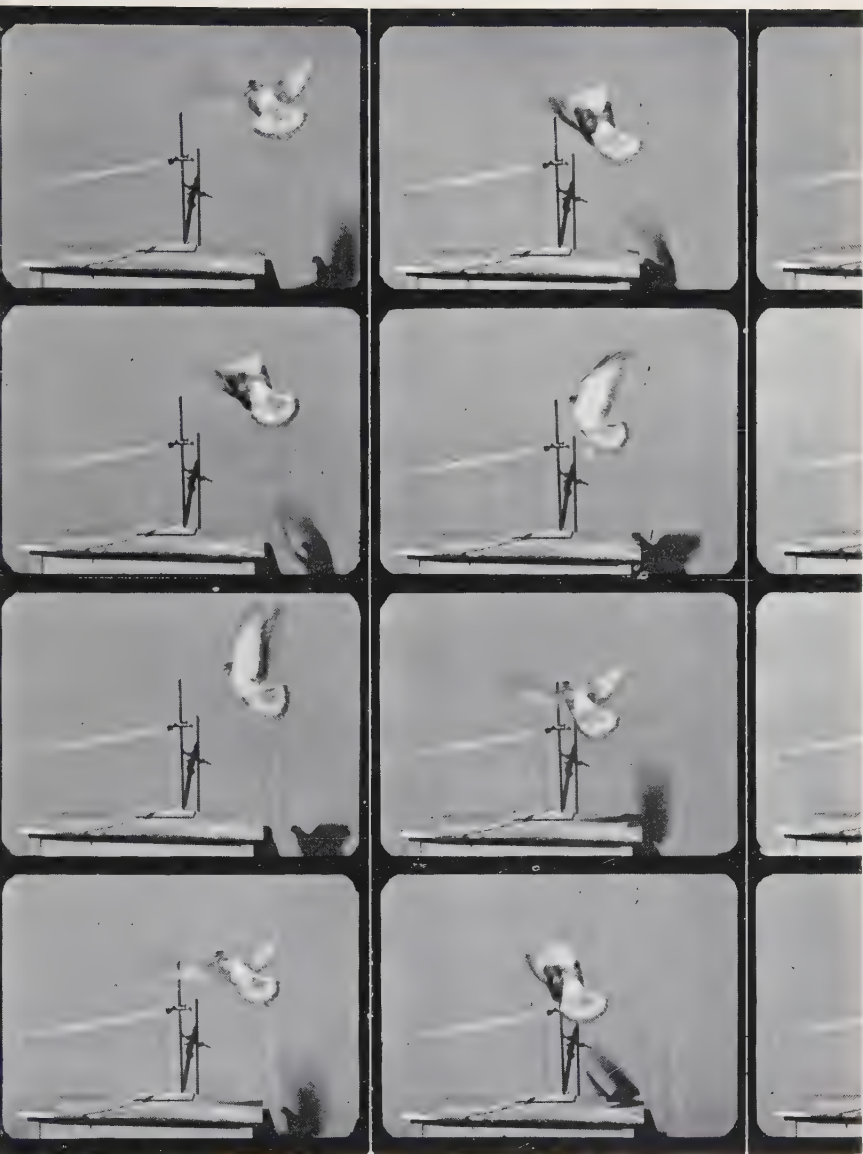


Afb. 25.

Duif zonder groote hersenen.

Liegt van de weggetrokken hand op een hooger gelegen tafelrand.





Afb. 26.

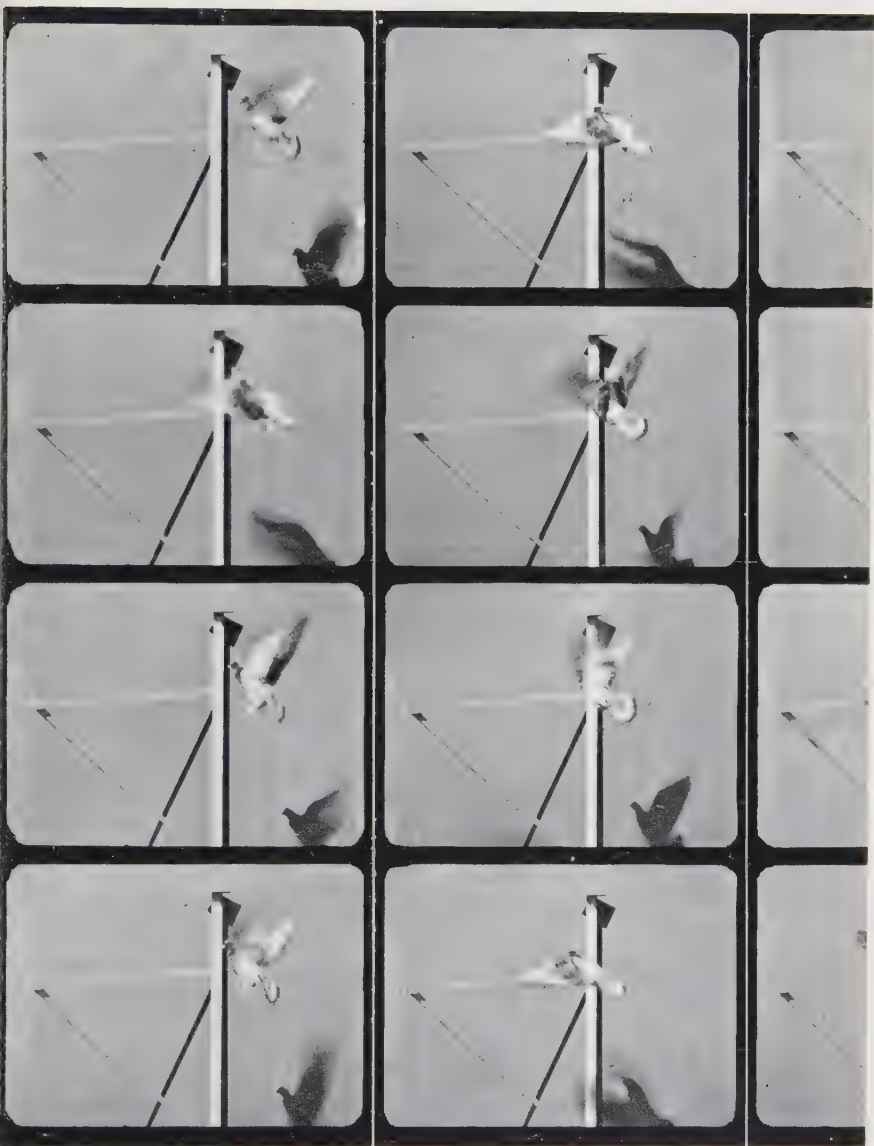
tafel is een dwarsstokje geplaatst. Het dier vliegt nu hier naar toe en niet naar



den verder gelegen tafelrand.



den verder gelegen tatehand.



Afb. 27.

men. Het dier vliegt van de weggetrokken hand in een bocht naar een, rechts van h



et hier geplaatst, rek en landt op den dwarsstok.

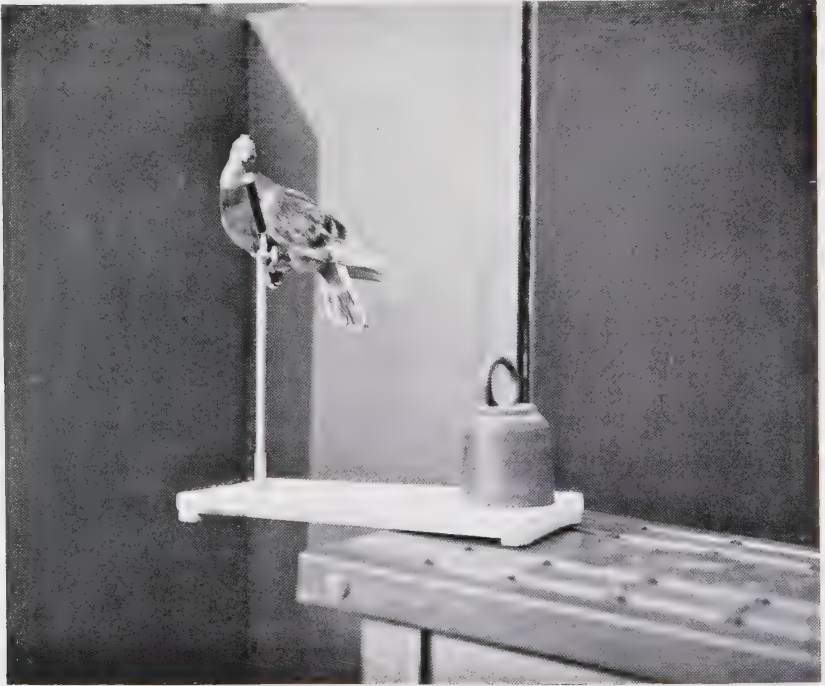
eenig ander steunpunt een dikke stok gehouden. Werd de onderlaag onder de duif weggetrokken, dan vloog het dier onverwijd naar den stok. Indien men nu tijdens de vlucht den stok naar omhoog of omlaag bewoog, dan volgde het dier prompt deze beweging en veranderde de vliegrichting. In vele gevallen gelukte het de duif inderdaad, het onverwacht van plaats veranderde steunpunt te bereiken. Een verklaring van dit verschijnsel, zonder optische reacties aan te nemen, schijnt mij niet mogelijk, te meer daar een duif zonder oogen in haar vlucht tegen alle hindernissen aanbotst, om ten slotte op den grond terecht te komen. Een duif zonder oogen vliegt nooit opwaarts, maar steeds naar omlaag.

Wij moeten hier volledigheidshalve opmerken, dat bij de normale duif de invloed van den afstand veel minder duidelijk naar voren treedt. Dit dier strijkt nu eens op het eene, dan weer op het andere voorwerp neer, onverschillig of dit ver af dan wel dichtbij is, bovendien zal het bepaalde dingen vermijden. De duif zonder groote hersenen daarentegen neemt de meest eigenaardige voorwerpen als steunpunt. Zoo zag ik deze dieren op het hoofd, of den schouder van een der bij de proeven aanwezige personen vliegen. Zelfs neemt het den kop van een kat of hond als steunpunt en verlaat dit pas, indien het door de afweerbewegingen van het, als onderlaag dienende, dier hiertoe gedwongen wordt.

Bij de voorgaande proeven vliegt de duif naar een ander steunpunt, wanneer de onderlaag onder het dier weggetrokken wordt. Schrader beschrijft, dat duiven zonder groote hersenen, op een ongemakkelijke onderlaag gezet, deze spoedig verlaten en naar een ander steunvlak vliegen.

Om dit te controleeren, werden de dieren op verschillende onderlagen geplaatst en nagegaan, onder welke omstandigheden het dier er toe overgaat deze onderlaag te verlaten en naar een ander steunpunt te vliegen. Hierbij bleek, dat vooral de prikkelbaarheid van het dier een groote rol speelt. Zijn de dieren bijv. ten gevolge van regelmatig voederen weinig prikkelbaar, dan verlaten zij de onderlaag zelden. Zijn de dieren daarentegen door enkele dagen hongeren in een toestand van verhoogde prikkelbaarheid gebracht, dan verlaten zij een ongemakkelijke onderlaag veel eerder, om naar een ander steunpunt te vliegen. Toch blijkt ook

in het laatste geval een groot verschil te bestaan in het verlaten van het eene of het andere steunpunt. Zet men de duif zonder groote hersenen op een horizontaal stokje, dan vliegt het dier zoo goed als nooit er van af, ook niet, wanneer in de nabijheid een aantal andere steunpunten aanwezig is. Wordt het stokje zoo schuin



Afb. 28.

Duif zonder groote hersenen. Het dier is op een dwars staand, zich 20 cM. boven een tafel bevindend, stokje geplaatst, dat in een scharnier beweeglijk is. Hoewel het stokje bij bewegingen van de duif steeds schuiner gaat staan, vliegt deze er niet van af op de tafel.

gezet, dat de pooten er voortdurend afglijden, dan corrigeert het dier steeds en vliegt niet weg. Zelfs van een stokje, dat in een scharnier beweeglijk is en bij het afglijden van het dier steeds schuiner gaat staan, vliegt het zelden weg (afb. 28). Ook van een,

om de lengte-as draaienden, dunnen stok vliegt de duif zonder groote hersenen niet af, maar maakt steeds correctiebewegingen met de pooten. Wordt echter een dikke bamboestok op dezelfde wijze rondgedraaid, dan vliegt het dier nu wel naar een ander steunpunt. Evenzoo verlaat het een, op en neer bewogen, vlakke hand eerder, dan een vinger.

Waardoor komt het dier, op de eene onderlaag gezet, eerder tot wegvliegen, dan op een andere?

Waarschijnlijk zijn hiervan prikkels, uitgaande van de pooten, de oorzaak. Om een dun stokje klemt het dier zich krampachtig vast. Deze klemreactie, die niet door vlakke onderlagen te voorschijn geroepen wordt, remt vermoedelijk het wegvliegen in sterker mate, dan de steunreactie, die opgewekt wordt bij staan op een vlakke onderlaag door den tegendruk, op de uiteinden der teenen uitgeoefend. Verder wordt bij het naar beneden bewegen der vlakke onderlaag het contact verbroken, bij het naar beneden bewegen van een omklemd dun stokje, of van den vinger, niet. Behalve den invloed van deze niet optische prikkels, heeft echter ook onder deze omstandigheden op het vliegen naar een ander steunpunt de afstand van dit laatste weer een belangrijken invloed, zooals uit het volgende blijkt. Draaien wij een dikken bamboestok met gelijkmatige snelheid om de lengte-as rond, dan verlaat het dier deze onderlaag plotseling, om naar een ander steunpunt te vliegen. Hoe dichter de stok bij een steunpunt wordt rondgedraaid, hoe eerder het dier van den stok springt of vliegt, in tegenstelling met een duif zonder oogen. Deze blijft namelijk voortdurend corrigeeren, onverschillig, of de stok veraf, dan wel dichtbij een ander voorwerp gehouden wordt en glijdt er tenslotte af.

Samenvattend blijkt dus uit deze waarnemingen, dat zoowel op de richting van het vliegen, als op het overgaan tot vliegen, *de afstand* van een ander steunpunt invloed uitoefent.

Verder zagen wij in hoofdstuk IV, dat de richting van het vliegen door de *lichtintensiteit* en *contrastwerking* der nabijgelegen andere steunpunten beïnvloed wordt.

Buitendien blijkt ook nog *de stand* van het voorwerp te bepalen, of dit al of niet als steunpunt uitgekozen wordt en het dier er naar toe vliegt, of er voor uitwijkt. Zoo wijken duiven zonder groote hersenen uit voor een verticalen stok, terwijl ze naar een horizontalen toevliegen en er op gaan zitten.

Ook voor verticaal staande vlakken wordt uitgeweken, zooals bijv. voor de zijwanden der zaal, daarentegen wordt op den grond, als andere dichterbij gelegen steunpunten ontbreken, geland. Merkwaardig is, dat het dier evenmin tegen het plafond aanvliegt. De invloed van den verticalen stand kan opgeheven worden door dien van lichtintensiteit en contrast. Zoo vliegt het dier wel tegen een op den zijwand geprojecteerde lichtvlek. Merkwaardig is ook, dat het dier, terwijl het bij vliegen op een horizontalen stok neerstrijkt en voor een verticalen uitwijkt, bij loopen zoowel voor den horizontalen als verticalen stok uit den weg gaat.

2. Niveauschatting.

a. Reacties bij het naderen van den rand van een verheven onderlaag.

Loopt een duif zonder groote hersenen op een ronde of vierkante tafel, waarop geconcentreerd kunstlicht valt, terwijl de grond om de tafel in donker gehuld is, dan vermijdt het dier den afgrond, door op enkele centimeters van den rand stil te houden en om te keeren, of op dien afstand evenwijdig aan den tafelrand zijn weg te vervolgen.

Het dier gedraagt zich dus t. o. v. den in donker gehulden afgrond als t. o. v. een vasten wand, of van een op de onderlaag geworpen schaduwvlek.

Wordt aan het einde van de tafel een plankje gehouden, dan stapt het dier wel over den rand heen en begeeft zich op het plankje, echter ook hiervan steeds de vrije randen op enkele centimeters afstand vermijddend (afb. 29).

Ook op een tegen de tafel gehouden wit of zwart karton zet het

dier zijn weg zonder onderbreking voort.

Anders gedragen de dieren zich, wanneer het licht niet uitsluitend op de tafel wordt geconcentreerd, maar de gehele omgeving gelijkmatig verlicht is. Wordt n.l. de tafel buiten gezet, of in een zaal, waarvan de vloer even goed verlicht is als het tafelblad, dan loopt het dier door, totdat de teenen over den rand gekomen zijn en dezen omklemmen. Het dier vertoont daarop vaak samengestelde bewegingen, het draait met den kop naar links en rechts.

Duif zonder groote hersenen. Het dier begeeft zich over den tafelrand op een op gelijk niveau bevestigd plankje. Op enkele centimeters van den rand van het plankje gekomen, draait het dier zich om en keert weer op de tafel terug.



Afb. 29.

en rekhalst naar beneden, alsof het de situatie opneemt (afb. 30). Af en toe verzet het een der pooten en wiegt heen en weer, alsof het naar beneden springen of vliegen wil. Plotseling echter corrigeert het zich, gaat achteruit, draait zich om en begint opnieuw op de tafel rond te loopen, om zoo nu en dan, wanneer het opnieuw



Afb. 30.

Duif zonder groote hersenen. Aan den rand van de tafel gekomen, rekhalst het dier naar beneden, alsof het de situatie opneemt.

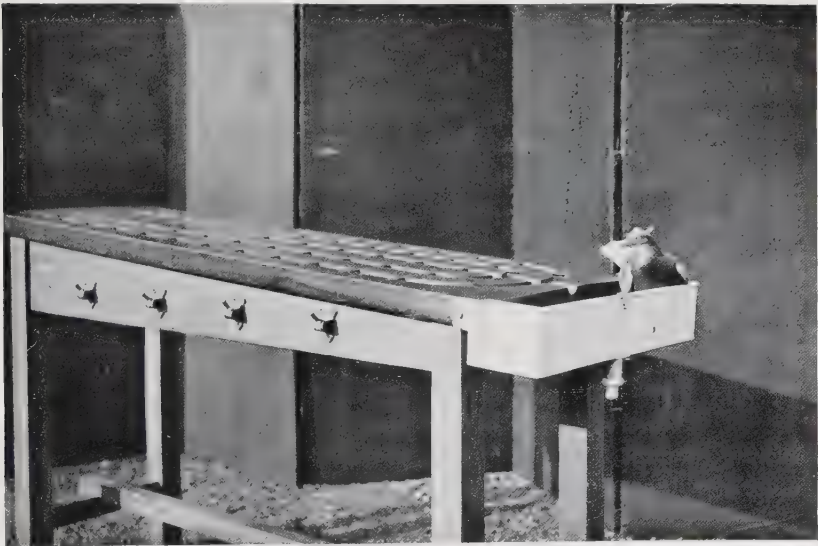
aan den rand gekomen is, weer aanstalten te maken, om naar beneden te vliegen, waartoe het ook dan evenwel niet komt. Wij zien dus, dat een duif zonder groote hersenen niet buiten den rand van een verheven onderlaag treedt en naar beneden valt, noch bij uitsluitende verlichting van de onderlaag, noch bij gelijkmatige verlichting van onderlaag en omgeving.

Vergelijken wij hiermee het gedrag van een duif zonder oogen, of van een duif zonder oogen en zonder groote hersenen, dan valt een duidelijk verschil op. Deze beide laatste n.l. stappen met één poot over den rand en vallen dan meestal ineens in de diepte,

slechts een enkele maal weten zij zich nog juist op den tafelrand terug te werken, als zij naar beneden dreigen te storten.

Onder zeer bepaalde omstandigheden echter bleek ook de duif, waarbij uitsluitend de groote hersenen waren geëxstirpeerd, in tegenstelling met normale duiven, over den tafelrand heen te stappen en naar beneden te vallen.

Zoo stapte een duif zonder groote hersenen, op de operatie-tafel rondlopend, steeds in den aan de tafel bevestigden witten bak. Nam men een bak van dezelfde kleur als de tafel, dan stapte het dier ook nu mis over den rand en viel in den bak. Het vermoeden rees, dat het misstappen door het geringe niveauverschil veroorzaakt werd. Uit het volgende blijkt echter dat het geringe



Afb. 31.

Duif zonder groote hersenen, op een tafel geplaatst, waaraan aan de eene zijde een witte bak bevestigd is. Aan deze zijde van de tafel gekomen, stapte het dier (in tegenstelling met de andere) steeds over den tafelrand mis en viel in den bak. Daarentegen vermeed het, als alle overige duiven zonder groote hersenen, de drie andere randen van de tafel steeds op enkele centimeters afstand. (Werd de bak aan de andere zijde van de tafel gehouden, dan stapte het dier ook aan deze zijde mis.)

niveaueverschil niet of althans niet de uitsluitende oorzaak was. Verving men den bak door een wit of zwart karton en werd dit horizontaal op 1 decimeter onder het niveau van de tafel gehouden, dus op de plaats, waar aanvankelijk de bodem van den bak was, dan stapte het dier nu *niet* over den tafeland heen. Hield men daarentegen op 1 decimeter van den tafeland het karton verticaal, dan stapte het dier wèl mis. Vermoedelijk was dus de opstaande rand van den bak de oorzaak, dat het dier onder de eerst beschreven omstandigheden niet op het niveaueverschil reageerde en over den rand stapte (afb. 31).

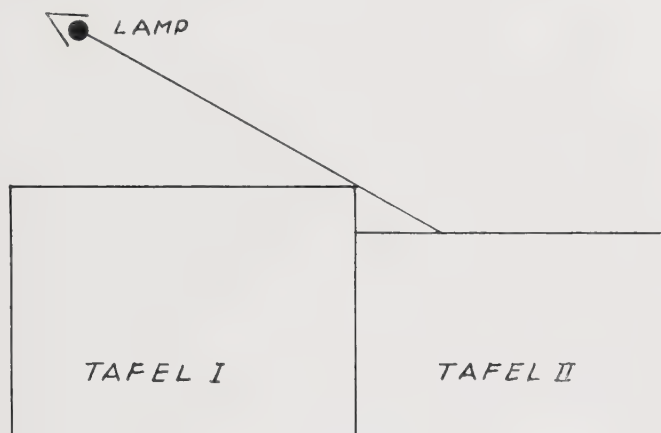
Dit verschijnsel vertoonde slechts deze eene duif, de overige duiven zonder groote hersenen stapten, bij den witten bak gekomen, nooit over den rand. Op welke wijze de witte opstaande rand het misstappen van het eerste dier veroorzaakte, is moeilijk te verklaren.

Een duif zonder groote hersenen stapt, zooals wij zagen, niet over den rand, als daarbuiten een afgrond is, daarentegen wel als tegen den rand een verlengstuk op gelijk niveau aangebracht wordt, onverschillig, of dit verlengstuk een gelijke kleur als de tafel heeft, of wit, of zwart is.

Het is nu de vraag in hoeverre het niveaueverschil hierbij een rol speelt. Bij de volgende proefopstelling blijkt werkelijk, dat niveaueverschillen een duidelijken invloed op de reacties der duiven zonder groote hersenen uitoefenen. Houdt men een karton op slechts enkele centimeters onder het niveau van de tafel, dan loopt het dier door, alsof het karton op gelijke hoogte met het tafelblad gehouden wordt, met het gevolg, dat het over den rand struikelt. Dit geringe niveaueverschil oefent dus blijkbaar na de exstirpatie der groote hersenen geen invloed uit, daarentegen wel bij normale duiven, daar deze steeds zonder struikelen van het eene niveau op het andere overgaan.

Wordt het karton 1 dM. of meer onder het tafelblad gehouden, dan stappen de duiven zonder groote hersenen niet meer over den rand. Door dit grootere niveaueverschil wordt dus wel het voortschrijden in de aanvankelijke richting geremd. Dit is eveneens het geval, wanneer men 2 tafels naast elkaar plaatst, waarvan de ééne 1 dM. lager is, dan de andere.

Wordt nu echter op de hoogste tafel, waarvan het oppervlak *zwart* is, zoodanig licht geworpen, dat deze een schaduw op de lagere werpt (afb. 32), dan stapt het dier wèl mis over den rand en valt op de lagere tafel. Het dier reageert dus op de schaduw, alsof deze een verlengstuk van het zwarte vlak der hoogste tafel is. Wordt op het blad van de hoogste tafel een wit karton gelegd, dan stapt het dier niet meer mis, maar wijkt nu voor het schaduwvlak op enkele centimeters afstand uit.



Afb. 32.

De lamp *L* werpt licht op beide tafels I en II. Van tafel I valt een donkere schaduwrand op tafel II.

Alleen indien tafel I *zwart* is, stapt een duif zonder groote hersenen op de schaduwstreep en valt op de lagere tafel.

Merkwaardig is, dat de duif zonder groote hersenen ook over den rand heenstapt, wanneer men twee even hoge tafels op een afstand van 5 tot 10 centimeters van elkaar plaatst. Het dier stapt dan herhaaldelijk in de spleet tusschen beide tafels. Wordt de afstand tusschen de beide tafelbladen van 10 centimeters op 15 of 20 gebracht, dan wijkt het dier, aan den rand gekomen, uit, of vliegt naar de andere tafel, maar stapt niet mis. Is daarentegen de eene tafel lager dan de andere, dan blijft het dier steeds op een van beide rondloopen, onverschillig, of de horizontale afstand tusschen beide tafels enkele centimeters of meerdere deci-

meters bedraagt. Hierbij blijkt, dat een niveauverschil van 5—10 centimeters voldoende is, om misstappen te voorkomen.

Het niet uitwijken voor de spleet tusschen even hoge tafels als deze niet grooter is dan 10 centimeter, is waarschijnlijk het gevolg van den stand van den kop ten opzichte van de pooten. De kop reikt namelijk tijdens het loopen ongeveer 10 à 12 centimeters voor de pooten uit. Bij gelijk niveau der beide bladen krijgt dus de duif, bij den rand gekomen, een indruk van de tweede tafel als voortzetting van de eerste en stapt dientengevolge in de gleuf tusschen beide tafels in.

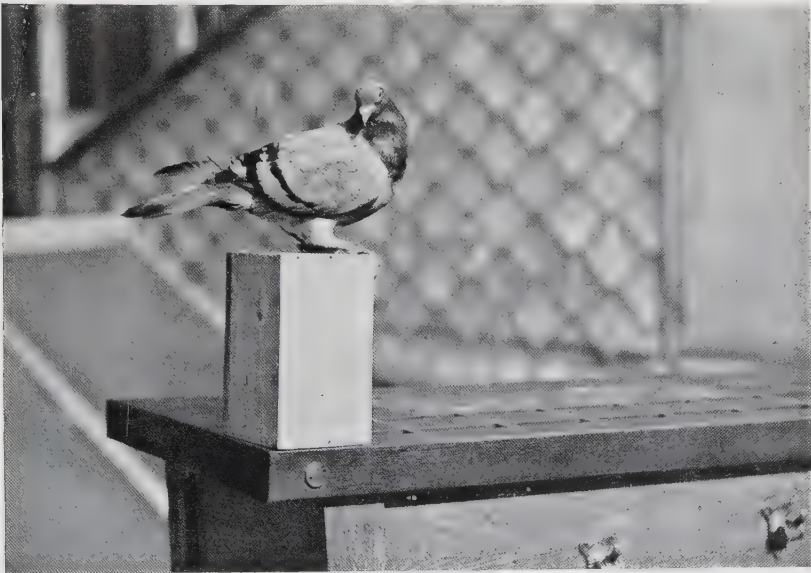
Samenvattend stapt dus de duif niet over den rand, ten 1e, als de rand van de onderlaag een duidelijk contrast vormt met de omgeving en ten 2e, als bij den rand een niveauverschil van meer dan 5 cM. met de omgeving bestaat.

b. Vliegen of springen naar lager gelegen punten.

Schrader beschrijft op blz. 215 Pflügers Archiv Deel 44 „Zur Physiologie des Vogelgehirns”:

„Wir setzen unsere Taube auf die mit Zeugstoff überzogene Platte des Stöpsels einer grossen Glasflasche. Die Unterlage ist gross genug, dass das Thier mit beiden Füßen vollkommen unterstützt steht. Die Flasche ist so aufgestellt, dass die Taube sich 1—2 Meter über dem Fussboden befindet. Sie steht in der Mitte eines geräumigen, vollkommen leeren Zimmers. Einige Minuten sitzt die Taube da mit angezogenem Kopf, gesträubtem Gefieder, im Zustande des Schlafes oder der Hemmung, dann schüttelt sie sich und beginnt sich herumzudrehen, nach allen Seiten Ausschau zu halten, hierauf duckt sie sich und blickt angestrengt nach unten auf den Fussboden, als wollte sie die Tiefe ausmessen. Sie macht Anstalten herabzufliegen, unterbricht sie aber wieder, wendet sich aufs Neue hin und her und richtet wiederum ihre Aufmerksamkeit auf den Fussboden. Dies Spiel geht so verschieden lange fort, endlich aber fliegt sie in seichtem Bogen herab und lässt sich geschickt auf den Fussboden nieder. Stellen wir jetzt 1—2 Meter von der Flasche ein gleich hohes Reck auf und setzen die Taube wieder auf ihren erhöhten Sitz zurück, so sehen wir bald, wie dieselbe viel schneller entschlossen dem Reck zufliegt und auf demselben

festen Fuss fasst. Stellen wir nun wieder 1 Meter entfernt einen Stuhl auf, mit der Lehne der Taube zugewandt, so dauert es nicht lange und unser Versuchsthier sitzt auf der Stuhllehne. Von hier fliegt es herab auf den Sitz und von diesem auf den Boden. Hier verfällt es wieder eine kurze Zeit der Ruhe oder beginnt sofort im Zimmer umher zu laufen. Die Taube unterscheidet auch. Richtet man den Versuch so ein, dass sie die Wahl hat auf ein Reck oder einen gleich weit entfernten Tisch zu fliegen, so giebt sie entschieden dem letzteren den Vorzug. Ja sie sucht den Tisch auf, wenn er auch einige Meter weiter entfernt steht als das Reck oder der Stuhl. So oft dieser Versuch unter den verschiedensten Modificationen wiederholt wurde, das Resultat blieb; die Taube verlässt eine solche erhöhte Position, obwohl dieselbe ihr hinreichend sichere Unterlage bietet, und benutzt um auf den Boden



Afb. 33.

Duif zonder groote hersenen, op een 20 cM. hoog kistje gezet, dat geplaatst is op een hoek van een tafel. Hoewel het dier bij naar beneden springen evenveel kans heeft, om op den grond als om op de tafel terecht te komen, landt het steeds op deze laatste.

zu kommen, fasst regelmässig die Gegenstände der Umgebung als Zielpunkte ihres Fluges mit vollkommen richtiger Beurtheilung der Distanz derselben. Obwohl sie direkt auf den Boden fliegen kann, zieht sie es in der Regel vor, den Weg in Etappen zurückzulegen''.

Wij hebben reeds in het voorgaande gezien, dat een duif zonder groote hersenen, bij goede algemeene verlichting, op een tafel tot aan den rand loopt, dezen met de teenen omvat, waarbij het dan vaak gelek of het dier aanstalten maakte om naar beneden te vliegen. Daartoe echter kwam het niet. Blijkbaar was de afstand van het tafelblad tot den grond te groot. Om hieromtrent zekerheid te verkrijgen, besloten wij het niveau van de tafel steeds lager te maken. Aanvankelijk was de afstand tot den grond ruim 1 Meter. Deze werd nu tot een halven Meter verminderd. Ook daarna vloog het dier niet naar beneden. Eerst toen het tafelblad op een afstand van ongeveer 30 cM. van den grond stond, sprong het dier een enkele maal er af. Maakte men de opstelling slechts 15 cM. hoog, dan sprong het dier veel eerder naar den grond.

Zetten wij een duif zonder groote hersenen op een kistje van 15—20 cM. hoogte, dat op den hoek van een tafel (zie afb. 33) was geplaatst, dan sprong het dier steeds op de tafel, nooit naar den grond, niettegenstaande de kans voor beide gevallen 50 % bedraagt.

Plaatsten wij een 15 cM. hooge stopflesch met houten stop op den grond en werd de duif hierop gezet, dan sprong het dier elk oogenblik, soms enkele malen per minuut, naar het lagere niveau (afb. 34). Namen wij daarentegen een tweemaal zoo hooge stopflesch, dan duurde het vaak minuten tot kwartieren, alvorens het dier den sprong naar beneden waagde. Werde de stopflesch tenslotte 40 cM. hoog opgesteld, dan zag ik nog slechts een heel enkelen keer het dier naar beneden vliegen. Werden drie stopflesschen van resp. 40, 30 en 15 cM. hoogte naast elkander gezet, dan legde het dier den weg naar den grond bij voorkeur over de flesschen af.

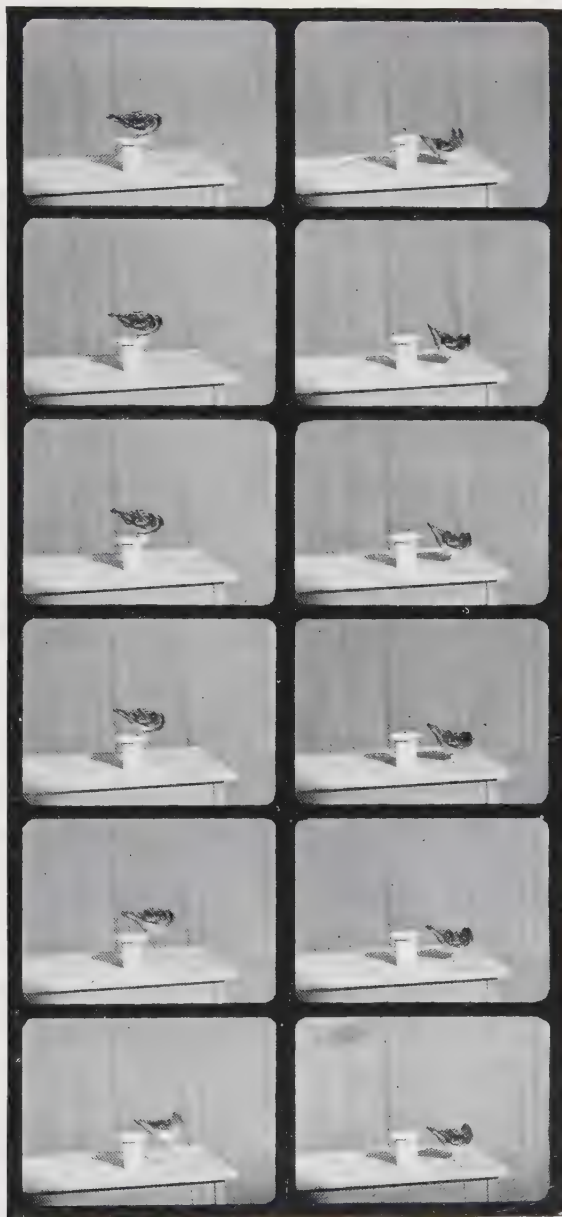
Uit de voorgaande waarnemingen blijkt duidelijk, dat de grootte van het niveauverschil een rol speelt bij het al dan niet af-

springen. Zelfs is binnen zekere grenzen de tijd, die verstrijkt alvorens het dier naar beneden springt, evenredig met den afstand tot het lagere niveau. Immers het duurt veel langer, aler het dier van een 40 cM. hoog niveau afspringt, dan van een 30 cM. hoog en van dit weer langer, dan van een 15 cM. hoog.

Schrader wijst er in het geciteerde stuk op, dat het dier eerder naar beneden springt, wanneer tusschenliggende steunpunten aanwezig zijn, dan wanneer deze ontbreken, hetgeen

Afb. 34.

Op een blokje van ± 15 cM. hoogte geplaatst, springt het dier, na korten tijd heen en weer wiegen op den rand, er van af op het tafelblad.



door onze waarnemingen wordt bevestigd. Echter wordt de tijd, welke verloopt voor het dier van zijn onderlaag afspringt, niet alleen door het niveauverschil bepaald. Van een 15 cM. hooge stopflesch sprongen de dieren vrij vlug naar beneden, daarentegen veel minder snel en prompt van een tafel van dezelfde hoogte. Ook van een stok, die met de teenen omkneld was, sprongen de dieren niet of slechts na zeer langen tijd af, daarentegen wel van een kleine vierkante doos. Het schijnt dus, dat ook de vorm van de onderlaag van invloed is. Ook Schrader gebruikte bij zijn onderzoekingen een stopflesch; zeer waarschijnlijk, omdat hem opgevallen was, dat het dier van deze eerder en regelmatiger afspringt.

Verder blijkt ook de verlichting van invloed te zijn. Wordt het dier in een duistere zaal op de stopflesch gezet, dan blijft het in den regel zitten, zonder een enkele beweging te maken. Een anderen keer maakt het enkele pasjes, stapt mis over den rand en valt dan meestal naar beneden; een enkele maal gelukt het den misstappenden poot weer op de stop terug te brengen. In schemerdonker springt het dier nog wel eens naar een lager gelegen vlak, maar het niveauverschil mag nu niet meer dan 10—15 cM. bedragen, terwijl de tijd, die verloopt eer het dier het sprongetje maakt, aanmerkelijk langer is, dan bij goede algemeene verlichting. De *algemeene* verlichting oefent dus een duidelijken invloed uit, hetgeen in overeenstemming is met den vroeger reeds besproken algemeenen invloed op de reactiviteit.

Het is nu echter de vraag, of en in hoeverre plaatselijke verlichting van het lagere niveau een speciale rol speelt. Zet men de stopflesch op het midden van een tafel, waarvan met behulp van lampen de eene helft goed, de andere slecht verlicht wordt, dan springt het dier steeds op het goed verlichte gedeelte. Merkwaardig reageert het dier op dezelfde wijze, wanneer dit goed verlichte gedeelte zwart is en het slecht verlichte deel wit, terwijl ook bij gelijkmatige verlichting geen voorkeur voor de witte of zwarte helft blijkt te bestaan. (Photometrische bepalingen konden helaas niet worden verricht).

Ten einde na te gaan, of de afstand, of de plaatselijke verlichting van het lagere niveau den grootsten invloed uitoefent,

werd de volgende proef genomen. Op een tafel werden naast elkander een stopflesch van 30 cM. en een van 15 cM. hoogte gezet. Een lage lamp werd onder het niveau van de 15 cM. hooge flesch aan de tafel geklemd, zoodat alleen het vlak van de tafel verlicht was. De duif, op de hoogste der beide flesschen gezet, sprong nu toch herhaaldelijk eerst op de 15 cM. hooge flesch en dan op de tafel. Dit bleek zelfs nog het geval te zijn, als het lagere niveau met een booglamp minstens $4\times$ zoo sterk verlicht werd.

Een vermoedelijke invloed van het niveauverschil komt ook nog bij de volgende proef op merkwaardige wijze tot uiting.

Plaatst men een duif zonder groote hersenen op een blokje, in het midden van een ongeveer één vierkanten meter grooten spiegel, dan vliegt het dier niet naar beneden, zelfs niet, als het blokje slechts enkele centimeters hoog is. Wel rekhalst het en draait den kop naar links en rechts, alsof het de situatie opneemt, maar tot een afspringen of naar beneden vliegen komt het nu evenmin, als bij een geplaatst zijn op een enkele meters hoog steunpunt. Wordt het dier, door het te jagen, van het slechts enkele centimeters hooge blokje verdreven, dan stapt het nu ook niet op den spiegel, maar vliegt omhoog, of juist over het spiegelend oppervlak heen naar het gedeelte van den grond buiten den spiegel.

De vraag is nu, wat de oorzaak is van dit vermijden van den spiegel. Oorspronkelijk werd vermoed, dat dit een gevolg was van het spiegelend oppervlak, daar, zooals wij reeds zagen, de dieren bij loopen en vliegen voor blinkende voorwerpen uitwijken. De dieren springen echter ook niet op een zwak met diffuus getemperd licht verlichten spiegel. Plaatst men het blokje op een glanzend, sterk verlicht, wit karton, dan springt het dier weliswaar evenmin daarvan af, maar vertoont overigens geheel andere reacties als op den spiegel. Het rekhalst dan niet en maakt geen aanstalten, om naar beneden te vliegen, maar sluit min of meer de oogen en draait soms enkele pasjes in het rond en tot verdere reacties komt het niet. Ook de volgende proef toont aan, dat het waarschijnlijk niet het blinkend oppervlak is, hetwelk de duiven verhindert naar den spiegel te springen. Legt men,

terwijl de duif telkens aanstalten maakt, om naar beneden te vliegen, een stokje op het spiegeland oppervlak, dan vliegt het dier wel naar beneden en neemt het stokje als steunpunt. Dit doet het dier echter nooit, als het stokje op een glanzend wit karton wordt gelegd.

Uit deze proeven blijkt, dat een duif zonder groote hersenen, evenals een normale, op een op den grond liggenden spiegel reageert als op een afgrond. Dit doet ook de duif zonder groote hersenen, wanneer zij, door de zaal wandelend, bij den op den grond liggenden spiegel komt. Zij omgaat dan dezen steeds op enkele centimeters van den rand. Soms blijft het dier, aan den rand gekomen, even staan, draait wat met den kop naar links en rechts over den rand van den spiegel, om daarna zijn weg te vervolgen, steeds van den rand van den spiegel verwijderd blijvend. Uit deze waarnemingen volgt, dat het dus waarschijnlijk niet het blinkende oppervlak van den spiegel is, dat het afspringen van het blokje verhindert, maar dat dit vermoedelijk door de op lager niveau liggende spiegelbeelden van zoldering enz. veroorzaakt wordt ¹⁾.

Dat het afspringen van het verhoogde steunpunt onder de verschillende genoemde omstandigheden door optische prikkels tot stand komt, blijkt bij vergelijking met duiven, waarbij de oogen uitsluitend of in combinatie met de groote hersenen zijn verwijderd. Deze toch springen nooit van de stopflesch af. Wel vallen zij natuurlijk soms door misstappen naar beneden.

Vergelijkt men de besproken reacties van de duiven zonder groote hersenen met die van normale duiven, dan valt het aanstonds op, dat hiertusschen een aanmerkelijk verschil bestaat. Normale duiven vliegen van meters hooge balken of takken nu eens op dit, dan weer op dat steunpunt, zonder dat hierbij een overwegende invloed van een der genoemde factoren duidelijk waarneembaar is.

Ook nu worden weer de reacties van deze normale dieren vooral door den aard der verschillende voorwerpen sterk beïnvloed.

¹⁾ Merkwaardig is echter, dat het dier ook niet op den spiegel springt, als de zoldering vlak boven den kop van het dier is. Door deze nabijheid van den zolder trekt het dier echter den kop in en wordt geremd.

Strooit men graankorrels op den grond, dan vliegen normale duiven van hun soms meters boven den grond verheven zitplaatsen na korten tijd naar beneden, daarentegen doet de aanwezigheid van een kat of hond hen den grond vermijden. Bij duiven zonder groote hersenen heeft noch de aanwezigheid van voedsel, noch die van natuurlijke vijanden, eenigen invloed op het al of niet vliegen naar het lagere niveau.

Ook op andere wijze kon nog een verschil in reacties worden waargenomen tusschen normale duiven en duiven zonder groote hersenen. Een blokje van ongeveer 15 centimeter hoogte wordt in het midden van een grooten doffen, zinken bak, die tot 10 centimeter hoogte met water gevuld is, geplaatst. Zet men een duif zonder groote hersenen op het blokje, dan springt het dier, na eenigen tijd op den rand heen en weer wiegen, naar het lagere niveau, waardoor het in den bak met water terecht komt, en begint, evenals bij aankomst op een drogen grond, door den bak rond te loopen. Men dient er echter voor te zorgen, dat de vensters van het vertrek of een lamp niet in het water weerspiegelen, daar anders het dier zich geheel als ten opzichte van een spiegel gedraagt.

De duif zonder groote hersenen reageert dus, bij het springen naar een lager gelegen niveau, steeds op dezelfde wijze, onverschillig, of dit door water, of door een vaste onderlaag gevormd wordt. Ook nu heeft dus de aard der onderlaag geen invloed. Een normale duif daarentegen springt nooit van het blokje in het water, maar vliegt op den rand van den bak, of naar een ander voorwerp.

Wel reageert de duif zonder groote hersenen, wanneer zij in den bak gesprongen is, anders, dan op een droge onderlaag, maar dit is geen gevolg van optische prikkels. Het dier maakt namelijk, wanneer het in het water staat, eenige pikbewegingen met den kop naar beneden, waardoor het met den snavel in het water komt. Dit verschijnsel treedt ook op, indien slechts een à twee centimeter water in den bak staat. Onder deze laatste omstandigheden pikt het dier verder door en tegen de pooten aan, waaruit blijkt, dat waarschijnlijk sensibele prikkels, uitgaande van de pooten, deze pikbewegingen veroorzaken. Ook als men de pooten

van het dier aanraakt, treden herhaaldelijk deze pikreacties op. Worden intacte duiven in een bak met water geplaatst, dan loopen zij niet door het water heen, maar trachten door wegvliegen er aan te ontkomen.

Nog een ander verschil is, dat normale duiven herhaaldelijk van hun steunpunt naar een hooger gelegen niveau springen of vliegen. Dit is bij duiven zonder groote hersenen uiterst zelden het geval en werd slechts een heel enkele maal waargenomen.

Samenvattend oefenen op het al of niet naar beneden springen bij duiven zonder groote hersenen de volgende factoren invloed uit:

- 1e. *De prikkelbaarheid van het dier.* Alleen als de dieren niet gevoerd en daardoor prikkelbaar zijn, vertoonen zij bewegingsdrang en komen tot den sprong.
- 2e. *De vorm en grootte van de onderlaag.* De dieren springen niet van een stok. Van een flesch met ronde stop springen ze eerder en vooral ook frequenter, dan van een even hooge tafel. Op den stok wordt het afspringen vermoedelijk door den grijpreflex van de teenen geremd. Bij het minder frequent afspringen van een lage tafel dan van de stop eener stopflesch speelt vermoedelijk een rol, dat op de stopflesch het lagere niveau steeds in het gezichtsveld van minstens een der oogen blijft, terwijl dit op de tafel, zoodra het dier zich van den rand verwijdert, niet meer het geval is.
- 3e. *De algemeene verlichting en de plaatselijke verlichting van het lagere niveau.* Het eerste bevordert alle motiliteitsreacties. Het lagere niveau oefent een sterker prikkel en meer aantrekkingskracht uit, wanneer het sterk, dan wanneer het zwak verlicht is, evenals een sterk verlicht voorwerp ook de richting van het vliegen bepaalt.
- 4e. *Het hoogteverschil.* Hoe geringer het verschil, hoe sneller en frequenter de springreactie tot stand komt.

Hier hebben wij dus een nieuwen factor, welke het al of niet reageeren der dieren bepaalt. Waardoor het komt, dat de duif

zonder groote hersenen bij gering niveauverschil wel naar beneden springt, een sterk niveauverschil daarentegen den sprong remt, kon niet met zekerheid worden uitgemaakt. Van de punten van een dichter bijzijnd vlak treden het oog sterker divergeerende stralen binnen, dan van een verder verwijderd vlak. Misschien dat hierdoor, hetzij direct, hetzij indirect, als een gevolg van de daardoor eventueel opgewekte accommodatie, de sprongreactie te voorschijn geroepen wordt. Tevergeefs werd getracht, den invloed van de pupilvernauwing, convergentie en accommodatie op het al of niet afspringen na te gaan. Deze onderzoekingen mislukten, doordat, zooals reeds gemeld, de accommodatie-verlammeende en pupil-verwijdende stoffen bij duiven niet werkzaam zijn, terwijl al onze dieren, waarbij, behalve exstirpatie der groote hersenen, tevens de nervi oculomotorii doorgesneden werden, stierven. Wel gelukte het, accommodatie-krimp met eserine op te wekken. Het met eserine ingedruppelde dier sprong niet meer van een laag blokje af. Maar daar eserine, behalve de accommodatie-krimp, tevens vermindering van den bewegingsdrang der dieren geeft, bewijst dit niets. Uit de besproken waarnemingen blijkt het merkwaardige feit, dat duiven zonder groote hersenen, dus zonder cerebrale processen, „afstanden kunnen schatten”, op verschil van afstand verschillend reageeren.

In tegenstelling met normale duiven oefent bij de duiven zonder groote hersenen de aard der voorwerpen geen invloed uit op het afspringen en wegvliegen van hun onderlaag.

HOOFDSTUK VII.

OVER HET AL OF NIET „ZIEN” VAN VOGELS ZONDER GROOTE HERSENEN.

Sedert de onderzoekingen van Schrader wordt algemeen aangenomen, dat vogels, in tegenstelling met zoogdieren, na exstirpatie der groote hersenen nog kunnen zien. In het volgende zullen wij nagaan, of op grond van de besproken waarnemingen tot een al of niet behouden zijn van het gezichtsvermogen mag worden besloten.

In de leer- en handboeken der physiologie wordt steeds opgegeven, dat een zoogdier zonder groote hersenen blind is, niet-tegenstaande het enkele reacties op optische prikkels, zooals vernauwing van de pupil en dichtknijpen der oogleden op invallend licht, vertoont. Het aanwezig zijn van enkele lagere subcorticale reacties sluit dus blindheid niet uit. Volgens deze opvatting is een dier blind, dat geen of uitsluitend lagere subcorticale reflexen op optische prikkels vertoont.

Bij den mensch neemt men aan, dat hij in het bezit van het gezichtsvermogen is, wanneer hij met behulp van de spraak aangeeft, voorgehouden voorwerpen, b.v. een vinger, te zien. Men neemt dan aan, dat de persoon ziet en wel „bewust” ziet. Bij duiven is deze wijze van onderzoek natuurlijk niet mogelijk. Ook kan niet nagegaan worden, of dieren bewustzijn hebben. De vraag, of een dier al of niet „bewust” ziet, is een onoplosbare.

Bij den mensch kan men de aanwezigheid van het gezichtsvermogen nog op andere wijze bepalen, n.l. door hem verschillende voorwerpen, letters, cijfers enz. voor te houden en te laten aangeven, wat voorgehouden wordt. Worden de voorwerpen herkend, dan is het gezichtsvermogen aanwezig.

Een herkenning toont dus het aanwezig zijn van het gezichts-

vermogen aan. Daarentegen is het de vraag of men bij niet herkennen, bijv. door stoornissen in het herkennings- en herinneringsvermogen bij intact optisch apparaat, een afwezig zijn van „zien” mag aannemen. Dit hangt af van wat men onder zien verstaat. Daar herkenning op optische prikkels bij den mensch geldt voor een absoluut bewijs van het aanwezig zijn van het gezichtsvermogen, is door ons het herkennen door normale duiven en duiven zonder groote hersenen nagegaan.

Komt een hond kwispelstaartend toegelopen bij nadering van zijn baas, kruipt hij daarentegen ineengedoken weg, de staart tusschen de pooten, bij nadering van een vreemde, dan neemt men aan, dat het dier herkent en ziet, tenminste, als de invloed van gehoor, reuk en andere prikkels buitengesloten is.

Ook intacte vogels herkennen op optische prikkels¹⁾. Plaatst men in een, door een glasplaat in tweeën gedeelde, kooi aan de eene zijde een doffer, dan gedraagt deze zich geheel verschillend, al naar men aan de andere zijde eveneens een doffer of een duif plaatst. Een door ons voor een spiegel geplaatste haan snelde direct met opstaande halsveeren op zijn beeld los en sprong, heftig pikkend, zonder ophouden tegen den spiegel op. Een vogel zonder groote hersenen doet dit niet, ook vlucht hij niet weg, zooals wij zagen, voor zijn natuurlijke vijanden, hond of kat.

Bij het vliegen landt het dier even goed op het hoofd of den schouder van een der aanwezige personen, op den rug van een hond of kat, of op een andere duif, als op een tafelrand. Het gaat andere dieren bij het loop en net eender uit den weg als levenloze voorwerpen. Het zoekt geen contact met andere duiven en gedraagt zich geheel eender t. o. v. duiven van gelijke en verschillende sexe. Een vóór de operatie bronstige doffer achtervolgt de duif niet meer, een vóór de operatie broedende duif interesseert zich na de operatie niet meer voor haar nest met eieren. Een bak met zaad ontwijkt het dier, zelfs als men het geruimen tijd heeft laten hongeren, geheel op dezelfde wijze als andere voorwerpen.

¹⁾ Volgens onderzoekingen van Buytendijk met verschillend gekleurde zaadbakjes, bedraagt bij sommige vogelsoorten het *herkenningsvermogen zelfs 3 maanden*.

Van een „herkennen”, zelfs niet op een combinatie van optische met andere prikkels, is niets meer te bespeuren.

Zij vertoonen dus, wat M u n k „Seelenblindheit” noemt.

Deze waarnemingen toonen aan, dat de optische reacties bij duiven, na exstirpatie der groote hersenen, sterk gestoord zijn. Of men op grond van deze stoornissen echter tot een afwezig zijn van het gezichtsvermogen mag besluiten, hangt, zooals reeds gezegd, af van de definities, die men van gezichtsvermogen en zien geeft. Is men van oordeel, dat het verdwenen zijn van reacties, die op herkenning berusten, een onvoldoende grond is om afwezig zijn van het gezichtsvermogen aan te nemen, daarentegen de enkele reacties, die zoogdieren zonder groote hersenen vertoonen, n.l. het optreden van pupilvernauwing en dichtknijpen der oogleden op invallend scherp licht, onvoldoende zijn, om tot het behouden zijn van het gezichtsvermogen te concludeeren, dan wordt men gedwongen een scheidingslijn tusschen de verschillende niet op herkenning berustende reacties te trekken.

Wij zagen, dat een normale hond zich op het zien van zijn baas anders gedraagt, dan op het zien van een vreemde. Dit verschil in gedrag berust op het optreden van verschillende voorwaardelijke reflexen bij nadering van zijn baas inplaats van de instinctieve vluchtreactie (Grundreflex van P a w l o w). Trekt men met P a w l o w de scheidingslijn tusschen voorwaardelijke en onvoorwaardelijke reflexen, dan kan men de volgende definitie van een ziend dier voorstellen:

Een ziend dier is een dier, dat op optische prikkels met voorwaardelijke reflexen reageert.

Op grond van deze overwegingen werd het al of niet aanwezig zijn van voorwaardelijke reflexen op optische prikkels bij de proefdieren nagegaan. Deze konden bij duiven en kippen zonder groote hersenen niet met zekerheid worden aangetoond. Het knippen der oogleden op dreigbewegingen met de hand voor de oogen vertoonden zij niet, daarentegen de intacte duiven wel.

Deze reactie vertoont de typische caracteristica der voorwaardelijke reflexen, o.a. het uitblijven bij herhaling der dreigbewegingen zonder het oog aan te raken.

Een andere voorwaardelijke reflex op optische prikkels van zoogdieren is het neerzetten der voorpooten b.v. op een tafel, zoodra de kop van een langzaam naar de tafel bewogen dier deze op korten afstand genaderd is. Kippen zonder groote hersenen vertoonen deze reactie niet, echter zetten normale kippen, wanneer men hen passief naar een tafel toebeweegt, evenmin de pooten bij nadering van een tafel op deze neer. Bij duiven is de reactie niet na te gaan, daar de beetgepakte dieren voortdurend afweerbewegingen maken.

Wel werd bij een der duiven zonder groote hersenen de volgende waarneming gedaan. Zette men het dier zoodanig op de hand, dat de pooten tussehen 2 vingers hingen, dan klapwielte het dier met de vleugels en bracht de pooten op den voor deze gehouden vinger. Deed men nu hetzelfde dichtbij een tafelblad of dak van een kooi, dan vloog het dier van de hand op het tafelblad of dak van de kooi. Echter kon niet aangetoond worden, dat deze reactie de karakteristica der voorwaardelijke reflexen vertoonde.

Voor een op de hand in staande houding geplaatste duif zonder groote hersenen werden, een halven meter hooger; een zwarte en daarachter een witte stok in horizontalen stand gehouden. Bij wegtrekken der hand, vloog het dier steeds op den zwarten stok toe. Dit was ook nog het geval nadat 50 maal de zwarte stok iederen keer, zoodra het dier dezen bijna bereikt had, weggetrokken werd. Dit onderzoek werd meerdere dagen herhaald, steeds met hetzelfde resultaat.

Het vliegen naar den zwarten stok gehoorzaamde dus niet aan de regels der voorwaardelijke reflexen. Niettegenstaande nauwgezette en met veel geduld uitgevoerde onderzoekingen, konden voorwaardelijke reacties niet met zekerheid worden aangetoond. In overeenstemming hiermede zijn bij duiven zonder groote hersenen de door de omstandigheden „aangeleerde”¹⁾ reacties

¹⁾ Bij de zoogenaamde „aangeleerde” reacties moet men scherp onderscheiden die reacties, welke door de omstandigheden „aangeleerd” worden, zooals de voorwaardelijke reflexen, en die reacties, welke direct na de geboorte ontbreken, en eerst later door verdere ontwikkeling van het zenuwstelsel, door vorming der mergscheeden, door secretie van bepaalde hormonen der geslachtsklieren e. a. klieren met inwendige secretie, optreden. Alleen de eerste worden hier als aangeleerde reacties aangeduid.

verdwenen. Normale duiven maken bij het pikken een selectie voor graankorrels, daarentegen vertoonen duiven zonder groote hersenen, hoewel zij al eenige weken na de exstirpatie pikken, deze voorkeur voor graankorrels niet, maar pikken evenals pasgeboren kuikens naar alle mogelijke kleine voorwerpjes, vlekjes etc. Zooals bekend, pikken kuikens van alles op en vindt men in hun krop allerlei, geheel onverteerbare, voorwerpjes. Het pikken der duiven zonder groote hersenen stemt dus geheel overeen met het pikken, dat kuikens vertoonen, zoodra ze uit het ei gekropen zijn. Het al of niet pikken van een duif zonder groote hersenen naar een voorwerpje schijnt geheel bepaald te worden door de grootte van het voorwerpje of vlekje en door het contrast, dat het met de onderlaag maakt, en niet door bepaalde speciale eigenschappen, welke normale duiven hebben „leeren” onderscheiden.

Na exstirpatie der groote hersenen is dus bij duiven een groot aantal der zoogenaamde „aangeleerde” optische reacties verdwenen, terwijl bij hen geen voorwaardelijke reflexen met zekerheid door ons aangetoond konden worden.

Buytendijk beschrijft de volgende waarneming. Graankorrels werden in driehoekjes en vierkantjes gesneden, de driehoekjes onder, de vierkantjes op een glasplaat gelegd. Een kip pikte eerst naar beide, spoedig echter alleen naar de op de glasplaat liggende vierkantjes. Dit was daarop ook nog het geval, als de driehoekjes en vierkantjes gemengd op de glasplaat werden gelegd.

Beritoff beschrijft duiven „zonder groote hersenen”, dien hij zou geleerd hebben te pikken op het tikken van een metronoom. In het sectieverslag geeft hij echter aan, dat bij het dier links nog de achterste helft van het corpus striatum en het achterste deel der hemisfeer behouden waren, terwijl rechts eveneens een klein deel van het corpus striatum en van de cortex occipitalis basalis stond.

J. Beritoff. Ueber die individuell erworbene Tätigkeit des Zentralnervensystems bei Tauben. *Journal für Psychologie und Neurologie*, Band 30, 1924, blz. 217.

De door ons bij duiven zonder groote hersenen waargenomen optische reacties behooren dus waarschijnlijk geheel tot de onvoorwaardelijke en de door Pawlow als „Grundreflexe” aangeduide reacties.

Aangenomen, dat dit zoo is, dan is het eenige verschil tusschen vogels en zoogdieren zonder groote hersenen, dat bij de eerste het aantal der onvoorwaardelijke reacties op optische prikkels talrijker is en in sterkere mate het gedrag der dieren beïnvloedt dan bij de laatste. De optische reacties van beide vertoonen dus slechts een quantitatief en geen essentieel verschil.

Door optische prikkels beïnvloed worden bij duiven zonder groote hersenen:

de bewegingsdrang, de vliegrichting, zooals blijkt uit het vliegen naar lichtplekken, naar dichtbij (hooger of lager) gelegen steunpunten, en de looprichting. Verder worden onder invloed van optische prikkels bij het loopen op hun weg geplaatste voorwerpen, gespannen koorden en draden ontweken en er omheen geloopt en wordt naar op den grond liggende voorwerpjes gepikt.

G o l t z noemt een dier blind, wanneer „zijn handelingen in geen enkel opzicht door netvliesbeelden worden beïnvloed of geregeld”. Indien dit wel het geval is, zijn de dieren dus blijkbaar voor hem ziende. Volgens G o l t z, evenals S c h r a d e r, kunnen duiven zonder groote hersenen dan ook zien. In strijd hiermede is echter, dat hij honden zonder groote hersenen blind noemt, hoewel deze dieren op invallend licht de oogen dichtknijpen, wat toch ook een „handeling” is ¹⁾). Ook gaan honden zonder groote hersenen bij voorkeur op door de zon beschenen plaatsen liggen (optische- of warmteprikkels?).

Ziet men de duiven zonder groote hersenen rustig naast of op een kat zitten, of voor een bak met zaadkorrels onverschillig uitwijken, niettegenstaande zij geruimen tijd niet gevoederd zijn, zoo is men geneigd hen als blind te beschouwen. Eveneens als men hen dagen lang op een hoogen balk ziet blijven zitten, zonder eraf te vliegen. Destemeer, daar de dieren, niettegenstaande de beschreven reacties, geheel hulpeloos zijn, niet voor hun voortbestaan kunnen zorgen, den eersten den besten vijand zonder wegvluchten ten prooi vallen en, indien niet kunstmatig gevoed, verhongeren, ook als ze met voedsel omgeven zijn.

¹⁾ Misschien neemt G o l t z aan, dat scherp licht geen eigenlijk „beeld” op de retina vormt.

Ziet men ze daarentegen bij het loopen voor alle voorwerpen uitwijken, bij het vliegen, al naar de omstandigheden in opgaande of neergaande richting, in rechte lijn op een steunpunt toevliegen en dit, zoo het bewogen wordt, zelfs volgen, zoo wordt men weer meer en meer geneigd, ze als ziende te beschouwen.

Neemt men aan, dat het gezichtsvermogen behouden is, wanneer dieren behalve vernauwing van de pupil en dichtknijpen der oogen nog een aantal andere reacties op optische prikkels vertoonen, daarentegen niet, wanneer deze laatste ontbreken, dan zijn duiven zonder groote hersenen ziende, zoogdieren zonder groote hersenen blind.

Neemt men aan, dat tot een behouden zijn van het gezichtsvermogen alleen dan geconcludeerd mag worden, indien de dieren op optische prikkels voorwaardelijke reacties en reacties, welke wijzen op een herkennen, vertoonen, zoo werd door de beschreven waarnemingen een behouden zijn van het gezichtsvermogen niet aangetoond.

Dit laatste aan te nemen zou het meest logische zijn, stuit echter op meerdere bezwaren.

Slakken vertoonen, zooals we in hoofdstuk IV gezien hebben, slechts uiterst primitieve reacties op lichtprikkels, toch neemt iedere vergelijkende physioloog aan, dat deze dieren zien en dat hij ze, door de oogen te exstirpeeren, blind maakt. Tegen deze opvatting is zeer weinig in te brengen, des te minder, daar tussehen de reacties, welke deze dieren vertoonen, en die van hoogere dieren alle mogelijke overgangen bestaan.

Het merkwaardige is echter, dat niet hoofdzakelijk op grond van de reacties, maar voornamelijk op het aanwezig zijn van met de oogen overeenstemmende organen een zien bij deze dieren wordt aangenomen. Men kan amoeben door licht prikkelen. Laat men b.v. op de *Pelomyxa palustris* plotseling licht vallen, dan trekt zij zich samen. *Euglena* zendt, wanneer van één zijde licht op haar valt, pseudo-podien uit en kruipt naar het licht toe. Sommige ciliaten, b.v. *Stentor coeruleus*, bewegen zich van het licht af. Sommige aktinien, b.v. *Anthea cereus*, houden, wanneer sterk licht op hen valt, de armen parallel aan het invallende licht, bij zwakke verlichting dwars er op (*Georges Bohn*). Toch

neemt niemand aan, ook de vergelijkende physiologen niet, dat deze organismen zien. Zelfs van de regenwormen niet, hoewel deze in de huid een aantal speciaal voor licht gevoelige cellen bezittten. Door deze cellen kruipen regenwormen, zelfs als hun kop afgehakt is, in hun hol terug, wanneer licht op hen valt.

De reacties, die bij slakken opgewekt worden door op de oogen vallende lichtprikkels, zijn even primitief. Toch neemt men aan, dat deze dieren zien, daar de reacties over de oogen tot stand komen.

Niettegenstaande bij slakken een „zien” dus hoofdzakelijk op anatomische gronden wordt aangenomen, valt aan deze opvatting moeilijk te tornen en zal het niet gelukken de opvatting gangbaar te maken, dat deze dieren geen gezichtsvermogen hebben. Het lijkt mij daarom het minst verwarring gevend, de opvatting, dat normale slakken „zien”, te deelen.

Dit vooropgesteld, moet uit de beschreven waarnemingen de conclusie getrokken worden, dat bij vogels, waarbij de groote hersenen geëxstirpeerd zijn, het gezichtsvermogen sterke stoornissen vertoont, dat echter een primitief gezichtsvermogen behouden blijft.

Zoogdieren, waarbij de groote hersenen verwijderd zijn, mogen dan echter evenmin als „absoluut blind” beschouwd worden. Daar ook zij nog eenige reacties op het vallen van licht op de oogen vertoonen, moet ook bij hen het behouden gebleven zijn van een, zij het dan ook uiterst primitief, gezichtsvermogen aangenomen worden. Tusschen vogels en zoogdieren bestaat dus hierbij geen essentieel, doch uitsluitend een quantitatief verschil.

SLOTBESCHOUWING.

In het voorgaande hoofdstuk zijn wij op grond van de waargenomen reacties tot de conclusie gekomen, dat duiven zonder groote hersenen nog in het bezit zijn van een primitief gezichtsvermogen. De nog aanwezige optische reacties behooren alle tot de zoogenaamde Grundreflexe van P a w l o w. P a w l o w verstaat hieronder aangeboren, subcorticale reacties; reacties, die niet behoeven te worden aangeleerd en soms reeds bij de geboorte aanwezig zijn, zooals het loopen en het pikken van pas uit het ei gekropen kuikens, het zwemmen van pasgeboren eenden, enz. Echter worden ook andere reacties, welke niet bij de geboorte aanwezig zijn, maar eerst later optreden, als aangeboren reacties beschouwd. Deze laatst bedoelde reacties ontstaan pas wanneer de organen of de zenuwbanen, die voor deze reacties noodig zijn, zich ontwikkeld hebben. Een dergelijke reactie is bijvoorbeeld bij duiven het vliegen, dat niet behoeft te worden aangeleerd, maar eerst 4 tot 6 weken na de geboorte, als de vleugels ontwikkeld zijn, optreedt. Evenzoo treden de reacties, welke dienen voor de voortplanting, eerst op, als bepaalde klieren met inwendige secretie in werking zijn getreden.

Niet alleen loopen, vliegen en pikken naar korrels zijn „Grundreflexe”, maar, zooals onze onderzoekingen aantoonen, ook de meer samengestelde reacties, als het verlaten van het eene en het vliegen naar het andere steunpunt, het uitwijken voor dunne en dikke witte koorden, het niet misstappen over een tafelrand enz.

Tot de „Grundreflexe” behooren volgens P a w l o w ook de door vele onderzoekers als instincthandeling aangeduide reacties van dieren. Deze reacties beschouwt P a w l o w, evenals S p e n c e r,

Georges Bohn e. a.¹⁾, als samengestelde reacties, waarvan de verschillende afzonderlijke componenten eenvoudige reflexen zijn, die in een bepaalde volgorde op elkaar volgen (ketenreflexen). Het opnemen van voedsel door vogels is volgens deze opvatting een „Grundreflex”. Men kan bij dezen „Grundreflex” de opeenvolging der volgende reacties onderscheiden:

- het differentieeren van voedsel,
- het pikken naar de korrels
- en het doorslikken der korrels.

De beide laatste reacties zijn, zooals wij zagen, bij thalamus duiven behouden, echter is het onderling verband dezer reacties verloren gegaan, daar de thalamus duiven de opgepikte korrels niet doorslikken, daarentegen dit wel doen, als de korrels passief achter in den bek worden gebracht. Er ontbreekt dus een schakel in den keten, daar de opgepikte korrels niet achter in den bek gebracht en doorgeslikt worden.

Duiven, waarbij uitsluitend de schors der groote hersenen verwijderd en het corpus striatum dus nog intact is, pikken, evenals pas uit het ei gekropen kuikens, naar verschillende voorwerpjes op den grond en slikken deze, in tegenstelling met thalamus-duiven, ook door (Rogers)²⁾. Zij nemen echter niet, zooals normale duiven en kippen, uitsluitend voedsel op. Zij vermogen voedsel niet van andere voorwerpjes te differentieeren. Dit laatste mechanisme verloopt over de schors der groote hersenen (voorwaardelijke reflex).

Voor een op doelmatige wijze opnemen van voedsel is dus een intact zenuwstelsel noodig, terwijl de verschillende componenten van deze handeling over verschillende deelen van het zenuwstelsel tot stand komen.

Het zou te ver voeren, op de vraag, of werkelijk alle instincten als samengestelde reflexen kunnen worden opgevat, in te gaan. Indien dit werkelijk het geval is, moeten de verschillende componenten van deze

¹⁾ Georges Bohn. *La nouvelle psychologique animale*. Parijs, Felix-Alcan, 1911, blz. 57.

²⁾ F. Rogers. *An experimental study of the corpus striatum of the pigeon as related to various instinctive types of behaviour*. *Journal of comparative Neurology*, Vol. 35, 1922, No. 1, blz. 24—59 en blz. 61—65.

reflexen kunnen worden opgespoord en aangetoond worden, dat deze afzonderlijke componenten echte reflexen zijn. Sinds Descartes stelt men aan een reflex den eisch, dat er een vast verband tussehen oorzaak en effect aantoonbaar is. Wil men van een reflex spreken, dan moet dus de prikkel gegeven zijn. Er zijn echter verschillende, als „instinct-handeling” aangeduide, reacties van dieren bekend, waarvan wij den prikkel niet kennen, zooals bijvoorbeeld van het terugvliegen der postduiven naar hun nest, van het trekken der vogels in bepaalde jaargetijden naar andere streken, het verzamelen van wintervoorraad enz.

Verschillende onderzoekers komen dan ook tot een geheel ander begrip van instinct.

Een scherpe definitie van een instinct geeft Buytendijk. Deze onderzoeker definieert een instinct „als den psychischen grond voor een handelingscomplex, dat het dier aangeboren verricht, onder bepaalde voorwaarden van tijd en plaats, van prikkels van buiten en van invloeden binnen uit het lichaam komende, en welk handelingscomplex bestaat uit een reeks van enkelvoudige handelingen, die volgens vaste wetten van elkaar afhangen en elkaar opvolgen”.

In de Duitsche literatuur wordt een instinct meestal als een innerlijke drang of neiging, welke dient tot instandhouding van het individu of de soort, beschouwd. Men spreekt dan van een „Nahrungstrieb”, „Geschlechtstrieb” enz.¹⁾

Zoo opgevat, zouden de „instincten” bij duiven zonder groote hersenen verdwenen zijn, daar deze dieren verhongeren, ook al zijn zij met voedsel omgeven, terwijl ook van de „instinctieve neiging” tot voortplanten niets is te bespeuren.

Volgens L. R. Müller²⁾ is een instinct echter niet hetzelfde als een innerlijke drang of „Trieb”. „Von Instinkt spricht man, wenn das Einzelwesen wie in Voraussicht der kommenden Ereignisse und nicht unter dem Zwange eines nachweislichen unmittelbaren Bedürfnisses oder eines Reflexes sich betätigt. Solche Instinkthandlungen machen den Eindruck, als ob das Einzelwesen „verstandesgemäsz” in die Zukunft sehen und spätere Notwendigkeiten ahnen könnte”. Deze auteur reserveert dus het begrip „instinct” voor een aantal nog geheel onverklaarde handelingen der dieren. Hij acht de anatomische ontwikkeling der dieren den belangrijkste factor voor het tot stand komen dezer instinctieve handelingen: „Der Instinkt ist also ein Ergebnis der körperlichen Entwicklung. Mit dem Bauplan des Organismus werden zugleich die Betriebsvorschriften gegeben”.

¹⁾ H. E. Ziegler. Der Instinktbegriff einst und jetzt. Gustav Fischer, Jena, 1920.

²⁾ L. R. Müller. Ueber den Instinkt. Münchener medizinische Wochenschrift, 1926, No. 6 en 46; 1929, No. 4.

De reacties van duiven zonder groote hersenen onderscheiden zich van die van normale, doordat de vroeger opgedane ervaringen geen invloed uitoefenen, zoodat de reacties niet beantwoorden aan de regels van de voorwaardelijke reflexen, herkenning-reacties ontbreken en ook van „gewoontevorming” niets is te bespeuren. Hierdoor hebben hun reacties een eigenaardig automatisch en constant karakter. Duiven zonder groote hersenen wijken, zooals wij zagen, voor hindernissen uit en weten deze te omgaan, echter vindt steeds op dezelfde wijze dit uitwijken plaats. Bij de touwhekjes gekomen, gaat het dier eenvoudig opzij of keert om en loopt naar het uitgangspunt terug. Nimmer tracht het, zooals een normale duif, een botsing met de touwhekjes te vermijden door er overheen te vliegen, of door bukken van den kop er onderdoor te gaan. Ook wijkt de duif zonder groote hersenen slechts dan voor de touwhekjes uit, wanneer de koorden ter hoogte van den kop gespannen zijn. Worden de koorden slechts enkele centimeters hoog gespannen, dan struikelt het dier, terwijl een normale duif juist bijtijds den poot optilt en er overheen stapt. Daar bij het loopen van duiven de kop steeds enkele centimeters voor de pooten uitgaat en de koorden reeds voorbij is, als de pooten er nog voor staan, heeft een normale duif blijkbaar het vermogen op de ontvangen optische prikkels eerst na eenigen tijd te reageeren, een vermogen, dat de duif zonder groote hersenen klaarblijkelijk mist. Dit feit is waarschijnlijk ook de oorzaak, dat een duif zonder groote hersenen, bij een op den grond liggend tafelblad gekomen, steeds over den rand struikelt. Ook het niet vermijden van smalle schaduwstrepen, alsmede het stappen in een spleet van enkele centimeters breedte tusschen twee tafels zijn waarschijnlijk een gevolg dáárvan, dat, door het uitsteken van den kop voor de pooten, de optische prikkels van de schaduwstreep en spleet bij duiven zonder groote hersenen reeds onwerkzaam zijn, vóór de pooten bij de streep of spleet zijn aangekomen. Tot op- en wegvliegen komt een duif zonder groote hersenen slechts onder zeer bepaalde omstandigheden. Vaak lukt het alleen door wegtrekken van de onderlaag, het dier tot vliegen te brengen. Zelfs zeer moeilijk te behouden onderlagen worden door de dieren slechts bij uitzondering verlaten. Zoo blijven zij hun stand op

een dun, schuinstaand stokje steeds corrigeeren, ook wanneer andere steunpunten in de nabijheid zijn, evenmin vliegen de dieren „spontaan” van den grond naar een ander steunpunt. Het contact van de pooten met de onderlaag schijnt bij hen in zeer sterke mate het weg- en opvliegen te remmen.

Ondanks de nog vrij groote samengesteldheid van de reacties van duiven zonder groote hersenen, valt toch het min of meer automatisch karakter dezer reacties op. Hierdoor zijn bij duiven zonder groote hersenen gemakkelijker de factoren na te gaan, waardoor de reacties tot stand komen of uitblijven.

Voor het optreden der verschillende motorische reacties blijkt in de eerste plaats *de prikkelbaarheid der dieren van overwegenden invloed te zijn. De prikkelbaarheid neemt, zooals wij zagen, door laten hongeren toe.* Alle reacties verlopen na hongeren sneller en worden levendiger uitgevoerd, de duiven loopen nu bijna voortdurend en in sneller tempo, koeren, pikken naar voorwerpen, terwijl de afweer- en correctiebewegingen prompter en levendiger worden uitgevoerd.

Buitendien hangt de prikkelbaarheid af van de verlichting der ruimte, waarin de dieren zich bevinden. In een goed verlichte zaal zijn de dieren meer prikkelbaar, dan in een donkere. Bij zwakke verlichting loopen de dieren langzamer, dan bij goede verlichting, om, in geval hun verblijf donker gemaakt wordt, het loopen geheel te staken. Hoewel bij sterker worden der algemeene verlichting het tempo van het loopen min of meer evenredig met de lichtintensiteit toeneemt, is dit toch slechts tot zekere grens het geval. Bij zeer sterke verlichting, bijvoorbeeld met een sterke booglamp, staken de dieren het loopen weer. Verlichting van zeer sterke intensiteit blijkt dus, evenals duisternis, remmend op de motiliteit te werken.

Het reageeren en de wijze van reageeren op optische prikkels zijn afhankelijk:

*van de lichtintensiteit der prikkelende voorwerpen of beelden,
van het contrast, dat deze met de omgeving vormen,
van den afstand,
van den stand en de grootte van het voorwerp of beeld,
van het al of niet bewegen der voorwerpen of beelden*

en van den tijd, gedurende welken de prikkels hun invloed uitoefenen.

Verder hangt het al of niet reageeren op de optische prikkels ervan af, *of de reacties al of niet door andere prikkels, bijvoorbeeld door prikkels, uitgeoefend door de onderlaag op de pooten van het dier, worden geremd.*

De invloed van de lichtintensiteit uit zich bij het loopen en vliegen en bepaalt de richting dezer bewegingen. De dieren loopen en vliegen naar goed verlichte gedeelten der zaal en naar lichtvlekken, terwijl zij donkere gedeelten der zaal en schaduwvlekken op den grond vermijden. Zij verkiezen als steunpunt een goed verlichte tafel boven een slecht verlichte. Wanneer het dier gezet wordt op een verhooging, b.v. een kistje, dat zich bevindt op een tafel, waarvan slechts de eene helft verlicht is, dan springt het dier van de verhooging steeds op de verlichte tafelhelft. Zeer sterke verlichting heeft ook echter hierbij, evenals op de prikkelbaarheid, een tegengesteld effect. Zoo wenden de dieren zich van licht van groote intensiteit af, wijken voor een glinsterend wit, op den grond liggend, karton uit en nemen bij het vliegen een glinsterend oppervlak niet tot nieuw steunpunt.

De invloed van contrastwerking blijkt ten duidelijkste bij de keuze van een nieuw steunpunt. Ook speelt de contrastwerking een rol bij de bepaling van de richting der vlucht. De dieren vliegen naar een witten stok met zwarten achtergrond en naar een zwarten stok met witten achtergrond en nemen den stok tot nieuw steunpunt. Zij vliegen naar schaduwstrepen op een verlichten wand. Dat het dier tijdens vliegen voor een muur uitwijkt, maar op den bovenrand neerstrijkt, den tafelrand gewoonlijk boven het tafelblad als nieuw steunpunt verkiest, berust waarschijnlijk eveneens op den invloed van contrastwerking.

Merkwaardig is, dat het dier b.v. naar een zwarten stok, schaduwlijn of koord met verlichten achtergrond toevliegt, bij loopen er echter voor uitwijkt. Door het contact van de pooten met de onderlaag wordt dus blijkbaar de invloed der contrastwerking veranderd en een andere reactiewijze ingeschakeld. Een heel enkele maal werd een opvliegen van den grond naar een

boven het dier op den wand geprojecteerde schaduwlijn gezien. Ook bij de uitwijkreacties voor hindernissen tijdens loopen is de invloed der contrastwerking duidelijk merkbaar, voor zwarte koorden met zwarten achtergrond wordt niet, of minder prompt uitgeweken, dan wanneer de achtergrond licht van kleur is. Verder bleek de optische kopnystagmus, opgewekt door een om het dier heendraaienden wit-zwart gestreepten cylinder, op een invloed van contrastwerking te berusten. Tenslotte blijkt ook bij het optreden van pikreacties contrastwerking van overwegenden invloed te zijn, zoo pikken de dieren naar zwarte stippen op witte en naar witte stippen op zwarte onderlaag.

De invloed van den afstand der prikkelende voorwerpen of beelden komt ook weer bij de richting van het vliegen en bij de keuze van een nieuw steunpunt tot uiting. De dieren vliegen en landen bij overigens gelijke omstandigheden bij voorkeur op het dichtstbij gelegen steunpunt. Zoo verkiezen zij bijvoorbeeld een dichterbij boven een verder af dwars voor hen gehouden stok. Ook tijdens het vliegen naar het steunpunt uit zich de invloed van den afstand nog op merkwaardige wijze. Bevindt het dier zich tijdens de vlucht nog op min of meer grooten afstand van het steunpunt, waarheen de vlucht gericht is, dan houdt het de pooten naar achteren gericht en de teenen gebogen, om bij nadering van het steunpunt de pooten naar voren te brengen en de teenen te spreiden, dus gereed te maken voor het omgrijpen van het nieuwe steunpunt.

Bij al of niet afspringen van een verheven onderlaag bleek verder de afstand van overwegenden invloed te zijn. Van een verhooging van 5—10 cM. komen de dieren veel sneller en regelmatig tot afspringen, dan van een verhooging van 15—50 cM., terwijl zij van een gewone tafel of balk van de zoldering nooit tot afspringen of afvliegen komen.

Of deze invloed van den afstand mogelijk berust op het sterker zijn van prikkels van dichterbij gelegen voorwerpen, beelden of contrasten, of op het feit, dat van dichterbij gelegen voorwerpen of contrasten sterker divergeerende stralen het oog binnenvallen, of op het onscherp worden der netvliesbeelden bij geringen afstand, kon niet worden uitgemaakt, evenmin, of de wijze van rea-

geeren een direct gevolg is van deze factoren of een indirect gevolg en secundair door de op korten afstand optredende accommodatie en convergentie veroorzaakt wordt (zie blz. 68).

De invloed van den stand der voorwerpen of beelden komt ook weer het duidelijkst tijdens het vliegen tot uiting. Naar horizontale koorden, stokken of schaduwlijnen vliegen de duiven zonder groote hersenen toe en trachten op deze neer te strijken, voor verticale koorden, balken of schaduwlijnen wordt uitgeweken.

Ook hierbij vertoont zich weer het merkwaardige verschijnsel, dat tijdens loopen anders gereageerd wordt; dan wordt n.l. zoowel voor verticale als horizontale koorden uitgeweken.

Voor verticale muren en voor het zich boven het dier bevindende plafond van een zaal wordt uitgeweken, daarentegen op den vloer vaak geland.

Ook is het van invloed, of de voorwerpen zich vóór of achter het dier bevinden. Dit uit zich het duidelijkst, wanneer voorwerpen tijdens het loopen naar het dier toe bewogen worden. Bij nader komen van voren of zijdelings voor, reageert het dier anders, dan bij nadering van achteren of zijdelings achter. Op een voorwerp, dat bijv. van rechts voor nadert, reageert het dier met wenden van den kop en uitwijken naar links en hebben deze reacties pas plaats, als het voorwerp tot op 10—15 cM. genaderd is, terwijl van achteren naderende voorwerpen reeds reacties te voorschijn roepen bij nadering tot op 1 M. afstand en dan een snel wegloopen naar voren, meestal zig-zagsgewijze, veroorzaken. Is het van achteren naderende voorwerp tot op een afstand van 10—15 cM. gekomen, dan verwekt het, in tegenstelling met van voren naderende voorwerpen, geen vlucht- of uitwijkreacties. Hierbij zien wij dus zoowel een invloed van den afstand, als van den stand van het prikkelende voorwerp ten opzichte van het dier.

Bij verschillend reageeren op voorwerpen, die van voren of achteren naderen, speelt misschien het aanwezig zijn van 2 foveae in elk der duivenoogen een rol. (Zie hoofdstuk V).

Voor horizontale koorden of dwarsstokjes wijkt de loopende duif zonder groote hersenen alleen uit, wanneer deze zich ter kop-borsthoogte bevinden. Over laag gespannen koorden struikelt

het dier, terwijl hooger gespannene meestal geen reacties ten gevolge hebben.

Den invloed van grootte der prikkelende voorwerpen of beelden ziet men vooral bij de pikreacties. Bijna uitsluitend wordt naar kleine vlekjes, schaduwbeeldjes, of voorwerpen op den grond gepikt, een enkele maal echter ook bijv. naar de grenslijn tussehen een wit en zwart karton. Voor dubbel gespannen koorden wordt tijdens het loopen eerder en prompter uitgeweken, dan voor een enkel gespannen koord, terwijl tegen een garen draad veelvuldig wordt aangeboden.

De invloed van het al of niet bewegen van contrasten of voorwerpen kwam bijzonder tot uiting bij de proeven omtrent den optischen kopnystagmus. Terwijl bij stilstaan van den zwart-gestreepden cylinder het contrast tussehen een witte en zwarte streep geen fixatie van den kop in een bepaalden stand tengevolge heeft, veroorzaakt het draaien van den cylinder een meegaan van den kop met het contrast. De beweging van het contrast is hier dus de werkzame prikkel. Een stilstaand, zich op ± 1 M. afstand achter het dier bevindend, voorwerp heeft geen duidelijke, een bewegend voorwerp, b.v. een heen en weer waaiende doek, een sterke vluchtreactie ten gevolge. Wordt tijdens het vliegen van een duif zonder groote hersenen naar een stok, deze laatste omhoog of omlaag bewogen, dan verandert het dier de richting van zijn vlucht en volgt den stok. Rollende korreltjes loopen de dieren vaak na. Vooral uit de beide eerstgenoemde waarnemingen blijkt overtuigend, dat het in beweging verkeereren van contrast of voorwerp een extra prikkel uitoefent.

Deze invloed van beweging is ook bij intacte dieren waar te nemen. Een valk schiet uit de lucht alleen op een zich bewegend dier af. Katten spelen alleen met een levende muis of rollende voorwerpen.

Op den invloed van den duur en van het ononderbroken inwerken van den prikkel berust misschien het feit, dat een duif zonder groote hersenen eerder van een 15 cM. hooge stopflesch afspringt, dan van een evenhoog boven den grond zijnd tafelblad. Vermoedelijk speelt hierbij een rol, dat tijdens het ronddraaien op de stopflesch het lagere niveau steeds in het gezichtsveld van

een der oogen blijft, wat bij rondloopen op de tafel niet het geval is.

Behalve de genoemde factoren, die tot het optreden van reacties aanleiding geven, is er een groot aantal factoren, die deze reacties tegenwerken. Zoo springt een duif zonder groote hersenen wel naar een lager niveau als zij zich op een 10 cM. hooger gelegen plat vlak bevindt, echter niet wanneer zij op een 10 cM. hooger geplaatsten stok zit. Door de prikkels, uitgaande van de den stok omklemmende teenen, wordt dan de sprong vermoedelijk geremd. Buitendien kunnen prikkels, uitgaande van de teenen, zooals wij reeds zagen, ook een andere reactiewijze inschakelen.

Met deze opsomming wordt geenszins gemeend aan te geven, dat door ons onderzoek alle factoren, die de optische reacties van duiven zonder groote hersenen bepalen, opgehelderd zijn, noch dat deze onderzoekingen het mechanisme dezer reacties volledig verklaren. Wel tracht zij echter aannemelijk te maken, dat het aannemen van hoogere associaties als psychische processen voor het optreden van deze reacties niet noodzakelijk is.

PROTOCOLLEN.

Na extirpatie der groote hersenen keeren de besproken optische reacties eerst na eenigen tijd terug. Het tijdstip, waarop dit geschiedt, wisselt bij de verschillende dieren vaak vrij sterk.

Een deel der dieren werd gedood, zoodra ze bepaalde belangrijke reacties vertoonden. Bij de aansluitende obductie werd dan nagegaan, of de groote hersenen werkelijk geheel verwijderd waren en zoodoende vastgesteld, of de waargenomen reactie over den hersenstam tot stand gekomen was.

Een ander deel der dieren werd langen tijd in leven gelaten, om een zoo volledig mogelijk herstel der reacties te verkrijgen.

Bij deze dieren, welke voortdurend op regelmatig tijden onderzocht werden, werd buitendien op den dag, waarop ze gedood werden, nogmaals nauwkeurig nagegaan, of alle te voren bij hen waargenomen reacties nog voorhanden waren en geen dezer reacties weer was teruggegaan. Alleen van de op dezen dag nog aanwezige reacties kan met zekerheid gezegd worden, dat ze over de bij de obductie intact gevonden deelen van het centrale zenuwstelsel tot stand gekomen zijn. Wat daarentegen de tijdelijk aanwezige reacties betreft, is niet uitgesloten, dat deze tot stand kwamen over bij de operatie gespaard gebleven deelen, welke later verweekt, gedegenereerd of geresorbeerd zijn.

Duif A. Wit en bruin. Gewicht 380 gram.

- 8 Jan. 1930. Aethernarcose. *Exstirpatie der groote hersenen.* (hemisferen met corpora striata).
Weinig bloedverlies. Dier zit kort na de operatie rustig met ingetrokken kop, gesloten oogen, opgezette veeren en breed uitgespreiden staart.
Alleen water toegediend.
- 10 Jan. Dier zit nog steeds in den typischen pathologischen ruststand. Zoo nu en dan worden de oogen geopend. Afweeren correctiebewegingen aanwezig. Voederen met geweekt brood.
- 12 Jan. De op slaap gelijkende toestand wordt afgewisseld met in het rond draaien om een verticale as. Soms maakt het dier enkele passen naar voren en draait wat met den kop. Pupillen zijn verwijd en reageeren noch op licht, noch bij naderen van het oog met een vinger. Pupilvernaauwing bij lichten druk op den oogbol.
Voederen met kleine geweekte zaden en veel water.
- 15 Jan. De duif loopt voortdurend de zaal rond, soms langs de wanden blijvend, dan weer de zaal dwars overstekend. Herhaaldelijk wordt het loopen onderbroken door den ruststand met gesloten oogen en opgezette veeren.
Afweer- en correctiebewegingen zijn levendiger dan vorige dagen.
Pupilvernaauwing bij invallen van schel licht in het oog. Geen reacties te zien bij naderen van het oog met een vinger. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier naar den grond of tegen den muur aan.
Voederen met kiemende zaden en veel water met een weinig kalk of zand. Ook wordt tijdens het voederen wel eens een steentje gegeven.
- 18 Jan. Loopt verscheidene malen door de zaal, daarbij voor hindernissen uit den weg gaand. Kisten, tafels, de pooten van een stoel worden alle vermeden. Op sommige plaatsen staan de verschillende hindernissen dicht op

elkaar, maar nooit stoot het dier er tegen aan, wel neemt het vaak, bij een hindernis gekomen, den eigenaardigen ruststand in.

Pupilreactie op licht van het verlichte oog +, van het niet verlichte oog + ?

Afweer- en correctiebewegingen aanwezig.

- 24 Jan. 36 uur achtereen niet gevoederd. Het dier loopt in snel tempo door de zaal, daarbij alle hindernissen uit den weg gaand.

Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier op een ander steunpunt. Dit steunpunt bevindt zich rechts van het dier. Is geen steunpunt rechts van het dier aanwezig, dan vliegt het tegen den muur aan.

Voorzien van een kopkap, vliegt de duif met gestrekte pooten en gespreide teenen naar den grond. Ze vliegt ook dan steeds in een boog rechts om, vaak tegen hindernissen aanbotsend.

- 28 Jan. Vanaf 24 Jan. twee maal daags gevoederd; loopt nu haast niet, maar zit het grootste gedeelte van den dag in den typischen ruststand met ingetrokken kop en gesloten oogen. De veeren blijven echter glad tegen het lichaam, de staart heeft normale afmetingen.

Afweer- en correctiebewegingen aanwezig, maar niet levendig.

In rugligging gebracht, richt het dier zich eerst na eenigen tijd op.

- 29 Jan. Sinds gisteren niet gevoederd, wel veel water toegediend.

Loopt en kijkt uit voor hindernissen. Bevindt zich steeds in bepaalde gedeelten van de zaal, voornamelijk in de omgeving der vensters. Struikelt over op den grond liggende koorden. Afweer- en correctiebewegingen levendig.

- 30 Jan. 's Morgens zit het dier in den ruststand; loopt niet. Wel vliegt het bij wegtrekken van de onderlaag en komt soms op een ander steunpunt, soms echter tegen den

wand van de kooi of tegen den muur terecht. 's Middags loopt de duif door de zaal en wijkt voor hindernissen uit. Tegen het donker worden vermindert de beweeglijkheid.

2 Febr. Het dier bevindt zich in den hoek van een groote, geheel donkere zaal. Slechts een klein gedeelte is door een electrische lamp verlicht. Wij zien de duif steeds in dit verlichte gedeelte van de zaal rondloopen. Tijdens uren lang waarnemen verlaat de duif het verlichte gedeelte der zaal niet.

4 Febr. Om het op 2 Februari waargenomen verschijnsel te controleeren, worden thans enkele duiven zonder groote hersenen elk in een anderen hoek van de geheel donkere zaal geplaatst. Een electrische lamp, welke op een statief geplaatst is, werpt een ronde lichtplek in het midden der zaal. De afscheiding tusschen licht en donker is niet scherp begrens. Na verloop van een half uur bevinden alle dieren zich in het verlichte gedeelte. Zoo nu en dan begeven zij zich nog wel een eindje in het minder goed verlichte grensgebied, maar zij komen toch steeds weer in het door de lamp beschenen gedeelte terug. Door middel van een scherm om de lamp wordt nu een scherpe afscheiding tusschen het lichte en donkere gedeelte gemaakt. Thans begeven de dieren zich geen stap meer uit de lichtplek.

Vergelijking met normale gekortwiekte duiven. Ook deze dieren komen steeds naar het verlichte gedeelte der zaal toe.

6 Febr. Loopt en wijkt uit.

Op een tafel geplaatst, wijkt het dier, op enkele centimeters van den rand gekomen, uit, stapt daarentegen steeds in een aan de tafel bevestigden witten bak. Op de tafel en bak valt geconcentreerd kunstlicht, terwijl de omgeving buiten tafel en bak slecht verlicht is. Het dier stapt ook op een karton, dat aan het eene einde der tafel wordt gehouden en begeeft zich eveneens op

een aan de tafel bevestigd plankje. Op het plankje rondlopend, blijft het dier steeds op enkele centimeters afstand van de vrije randen. Op korten afstand van het einde van het plankje keert het dier om en loopt weer naar de tafel terug.

- 7 Febr. Proeven als op 6 Febr. met hetzelfde resultaat.
- 8 Febr. Proeven met tafel en witten bak. Het dier stapt nog steeds in den bak.
- 12 Febr. Proeven als op 4 Februari met hetzelfde resultaat.
- 14 Febr. Op een goed verlichte tafel rondlopend, vermijdt het de randen. Dit is niet het geval aan den kant van den witten bak. Steeds stapt het dier hier over den rand van de tafel heen en valt in den bak. Wordt deze bak aan den anderen kant van de tafel gehouden, dan stapt het dier ook aan dezen kant mis en in den bak.
Een wit karton op 1 dM. afstand verticaal t. o. v. de tafel gehouden, doet het dier eveneens misstappen. Wordt het zelfde karton op 1 dM. afstand onder de tafel en horizontaal gehouden, dan stapt het dier niet mis.
- 16 Febr. Proeven als op 14 Februari met hetzelfde resultaat.
- 18 Febr. Proeven als op 16 Februari met hetzelfde resultaat.
- 20 Febr. Het dier loopt weer op de tafel, terwijl de omgeving der tafel goed verlicht is. Thans loopt het dier door tot aan den rand, wiegt heen en weer, alsof het naar beneden wil vliegen; hiertoe komt het echter niet. Vergeleken met een normale gekortwiekte duif, blijkt ook dit dier heen en weer te wiegen, maar in aansluiting daaraan weldra naar beneden te vliegen.
- 21 Febr. Proeven als op 20 Februari met hetzelfde resultaat.
Tafel buiten geplaatst, waar zoowel de tafel als de grond even goed verlicht zijn. Het dier loopt nu door tot aan den rand, wiegt heen en weer, alsof het naar beneden wil vliegen, maar zelfs na uren lang waarnemen komt het dier er nimmer toe, dit werkelijk te doen. Wordt de tafel weer binnen gebracht en door een lamp goed

verlicht, waardoor de omgeving donker tegen het tafelblad afsteekt, dan blijkt, dat het dier onder deze omstandigheden weer, op enkele centimeters van den rand der tafel gekomen, voor den donkeren afgrond uitwijkt.

22 Febr. Proeven van 21 Februari worden nogmaals bevestigd.

24 Febr. Pupilvernaauwing bij invallen van schel licht in het oog: +.

Oogknipreactie op aanraken cornea: +.

Oogknipreactie op invallen van schel licht: +.

Pupilvernaauwing bij iederen slag van het ooglid: +.

Een normale duif geeft ook een knipreactie op achter een glasplaat uitgevoerde dreigbewegingen, de duif zonder groote hersenen niet.

Vluchtreacties: Bij naderen met de vlakke hand van voren, treedt pas op 15 centimeter van den kop een reactie op. Deze reactie bestaat uit een weinig terugtrekken van den kop. Bij naderen van achteren of van terzijde treedt reeds op veel grooteren afstand een vluchtreactie op. Het dier loopt dan weg voor de naderende hand, slaat tijdens het loopen zelfs een enkele maal met de vleugels.

2 Mrt. Pupilvernaauwing bij invallen van schel licht in het oog: +.

Ook van het andere oog vernauwt zich de pupil, maar deze vernauwing duurt maar kort en verdwijnt weer, ook al blijft het eene oog verlicht.

Oogknipreactie bij aanraken van de cornea: +.

Oogknipreactie bij invallen van schel licht: +.

Vluchtreacties: Bij naderen van voren, trekt het dier den kop in. Dit geschiedt eerst op een afstand van 15 à 13 centimeter van het oog. Daarentegen reageert het bij naderen van achteren reeds op een afstand van 50 centimeter. Het dier loopt dan weg en slaat met de vleugels. Nadert men echter plotseling snel met de hand van achteren tot op een afstand van 10 à 15 centimeter, dan blijft de vluchtreactie achterwege.

Proef met twee tafels, waarvan de één een schaduw-

rand werpt op de andere (afb. 32). Het dier stapt steeds op den schaduwrand en valt op de lagere tafel. Stapt ook in een 5 centimeter en zelfs in een 10 centimeter breede spleet tusschen twee even hoge tafels (beide tafels zijn goed verlicht). Bij grooten afstand van beide tafels stapt het dier niet mis. Evenmin als de eene tafel een decimeter lager is dan de andere.

- 4 Mrt. In een donkere zaal wordt een lichtvlek op den grond geworpen en het dier anderhalven meter boven den grond en 2 meter van de lichtplek verwijderd, op de hand gehouden. Bij wegtrekken van de hand vliegt het dier steeds naar de lichtplek toe. Is de lichtvlek niet geprojecteerd, dan vliegt het dier met gestrekte pooten en gespreide teenen door de donkere zaal, tegen verschillende hindernissen aanbotsend, naar een willekeurige plek op den grond. Wordt een lichtplek op den muur geprojecteerd, dan vliegt het dier bij wegtrekken van de onderlaag naar deze toe, vooral als de onderlaag, waar het dier op rust, niet te ver van den muur verwijderd is gehouden. Op 3 meter afstand van den muur gehouden, vliegt de duif bij wegtrekken der onderlaag steeds op de lichtvlek toe, maar bij 10 maal wegtrekken der onderlaag, vliegt zij 6 maal in de richting van de lichtvlek, om echter nog op het laatste oogenblik uit te wijken, terwijl zij de 4 overige keeren tegen het verlichte gedeelte van den muur aanbotst.

Op 1 Meter van den muur gehouden en de onderlaag weer 10 maal achtereen weggetrokken, vliegt de duif 8 maal tegen den muur aan en wijkt 2 maal uit.

Bij een tweede serie van 10 proeven van telkens wegtrekken der onderlaag botst het dier meer tegen den muur aan, dit is zoowel het geval als de duif zich op 3, als wanneer het dier zich op 1 Meter afstand van den muur bevindt. Het dier raakt uitgeput, daarom wordt besloten, telkens na 10 proefnemingen een half uur te wachten. De dan gevonden waarden komen met die van de eerst genomen reeks proeven overeen.

- 6 Mrt. Wederom de lichtvlek op den muur geprojecteerd, maar nu wordt een lat voor de booglamp gehouden, waardoor binnen het verlichte gedeelte een donkere schaduwband van de lat op den muur valt. Bij 10 maal wegtrekken van de, 1 tot 3 Meter van den muur verwijderde, onderlaag, vliegt het proefdier 10 maal naar den donkeren zwarten band. Dit is niet meer het geval als wij de lat verder van de lamp afhouden of door een tweede lamp de sterkte van de schaduw van de lat verminderen. Nu vliegt het dier tegen het verlichte deel van den muur aan, of wijkt nog op het laatste oogenblik uit.
- 7 Mrt. Proeven als op 6 Maart met hetzelfde resultaat.
- 8 Mrt. Zit in den pathologischen ruststand met ingetrokken kop, gesloten oogen en opgezette veeren. Afweer- en correctiebewegingen worden langzaam uitgevoerd; loopt niet, vliegt bij wegtrekken van de onderlaag tegen den muur aan. Geen vluchtreacties.
Nauwkeurig toezien op het voederen met kiemende zaden. Veel water gegeven met een weinig kalk en zand. Gewicht 290 gram.
- 9 Mrt. Toestand als op 8 Maart.
- 14 Mrt. Dier is actiever, loopt nog niet, wordt regelmatig gevoederd.
- 18 Mrt. Gewicht 300 gram.
Loopt en wijkt uit voor hindernissen.
Levendige afweer- en correctiebewegingen.
Pupilreacties op licht: +.
Oogknipreacties op licht eveneens +.
- 24 Mrt. Gewicht 325 gram. Loopt en wijkt uit voor hindernissen.
- 8 April. Gewicht 330 gram. Twee dagen niet gevoederd.
Loopt en wijkt uit voor hindernissen.
Vliegt bij wegtrekken van de onderlaag op een dichtbijzijnd steunpunt. De muren worden tijdens de vlucht ontweken. Een zwart stokje, tegen den witten muur gehouden, wordt tot steunpunt genomen, vooral wanneer

de onderlaag van de duif op 1 meter afstand van den muur verwijderd is (van 10 maal wegtrekken der onderlaag vliegt het dier 7 maal naar het zwarte stokje, en botst 3 maal tegen den muur). Een wit stokje, tegen den witten muur gehouden, wordt niet als steunpunt genomen (van het nu 10 maal wegtrekken der onderlaag vliegt de duif 8 maal tegen den muur, 1 maal naar het stokje en kijkt een andere maal uit).

9 April. Op een tafel worden staven geslagen, waartusschen witte en zwarte koorden van verschillende dikte zijn gespannen. Vaak stoot het dier tegen enkel gespannen koorden en eveneens tegen zwart garen. Ook de hoogte, waarop men de koorden aanbrengt, is van belang, eveneens de achtergrond. Over laag gespannen koorden struikelt het dier. Dubbel gespannen koorden ter hoogte van den kop worden meestal ontweken, enkel gespannene minder regelmatig. Bij vergelijking met het gedrag van een normale gekortwiekte duif, blijkt ook deze zich het meest tegen zwart garen te stooten en beter uit te wijken voor dubbel dan enkel gespannen koorden, daarentegen struikelt zij niet over laag gespannen koorden.

12 April. Proeven van 9 April herhaald. Het dier loopt op een tafel met touwhekjes. Door deze hekjes verschillende standen te geven, kan de weg, dien de duif aflegt, worden gewijzigd. (Afb. 19, schema a, b, c). Terwijl het dier gaat van het eene einde der tafel naar het andere tusschen de touwhekjes door, wordt het aantal keeren, dat het zich stoot, geteld. *Op deze wijze blijkt, dat bij het passeeren van 10 touwhekjes:*

met enkel gespannen dik wit koord het dier 4 hekjes aanraakt,

met enkel gespannen dik zwart koord het dier 5 hekjes aanraakt,

met dubbel gespannen dik wit koord het dier 0 hekjes aanraakt,

met dubbel gespannen dik zwart koord het dier 0 hekjes aanraakt,

met enkel gespannen katoendraad het dier 5 hekjes aanraakt.

met dubbel gespannen katoendraden het dier 1 hekje aanraakt,

met 4 of 5 dubbel gespannen draden zwart garen het dier 7 hekjes aanraakt.

Bij vergelijking met het gedrag van normale gekortwiekte duiven valt het merkwaardige verschil op, dat duiven zonder groote hersenen bij de hekjes uitwijken, d. w. z. op zij gaan of omkeeren, terwijl de normale duiven over de hekken heen fladderen of zich bukken en er onder door loopen.

14 April. Proeven van 12 April herhaald. Ook nu wordt tegen zwart garen aangeloopt en worden enkel gespannen koorden minder regelmatig ontweken dan dubbel gespannene.

16 April. Sinds 14 April niet gevoederd. Loopt koerend tusschen andere duiven door. Pikt zoo nu en dan naar een korrel op den grond. Pikt naar zwarte stippen op een wit en witte stippen op een zwart karton, minder naar gele stippen op een wit karton of bruine stippen op een zwart karton. Ook wordt naar de grenslijn tusschen een zwart en wit karton gepikt. Op een wit karton van 30 bij 30 centimeter worden in een diagonaal 6 zwarte stippen aangebracht, het dier pikt bij eenmaal over het karton loopen naar ieder der 6 stippen.

Worden de zwarte stippen door gele vervangen, dan pikt het dier slechts driemaal naar een stip.

18 April. Loopt en kijkt uit, pikt naar korrels en oneffenheden. Pikt steeds weer naar sterk tegen den grond afstekende korrels. Het dier loopt een over den grond rollende zwarte korrel enkele pasjes na.

19 April. Gewicht 375 gram.

Afweer- en correctiebewegingen levendig.

Pupilvernaauwing op invallen van schel licht +, van het andere oog (consensueele reactie) is de vernaauwing twijfelachtig.

Pupilvernauwing op naderen met een voorwerp +; niet consensueel.

Oogknipreflex op aanraken en op schel licht: +.

Oogknipreflex op dreigbewegingen zonder glasplaat: +.
 achter een glasplaat: —.

Pikt naar vlekjes. Wijkt tijdens het loopen uit voor touwhekjes.

Proeven van 12 April herhaald met hetzelfde resultaat. Het dier vliegt bij wegtrekken van de onderlaag naar een lichtvlek op den grond of op den muur. Ook naar een donkere schaduwstreep op den muur vliegt het dier toe. Dit is niet meer het geval als de schaduwstreep geen scherpe afscheiding vormt.

20 April. Autopsie (Fig. I).

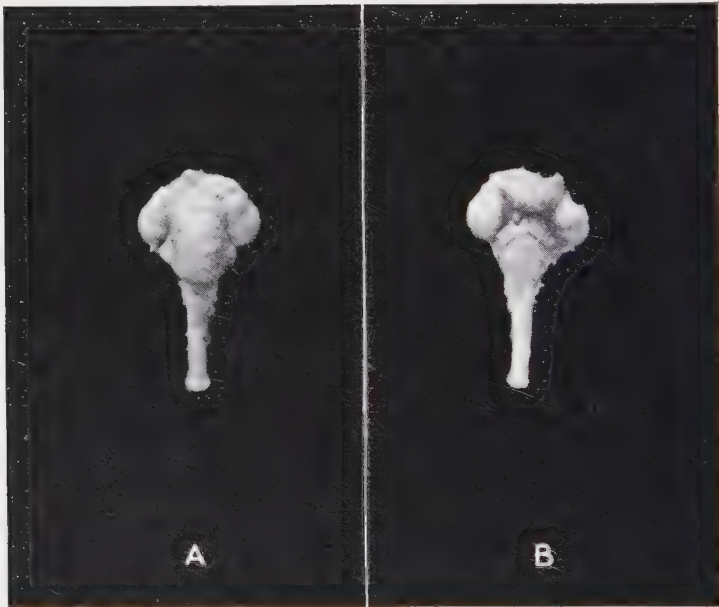


Fig. I.

Resteurende hersendeelen. (Natuurlijke grootte).

A. Van de dorsale zijde gezien.

B. Van de ventrale zijde gezien.

Microscopisch onderzoek der in seriesneden gelegde hersenen.

Bij het bestudeeren der afwisselend volgens Weigert-Palen met karmijn gekleurde seriesneden van de hersenen met het bloote oog, kan men zich reeds gemakkelijk overtuigen, dat bij deze duif bij de operatie de geheele voorhersenen (telencephalon) zijn verwijderd. De snede is daarbij door het voorste gedeelte van de tusschenhersenen (diëncephalon) gemaakt en wel iets schuin van achter-boven naar voor-beneden. *Bij de operatie zijn dus de voorhersenen tegelijk met het voorste gedeelte der tusschenhersenen geëxstirpeerd*, terwijl het grootste gedeelte van de tusschen- en middenhersenen intact is gebleven. Met de voorhersenen is ook de epiphyse verwijderd.

Begint men het microscopisch onderzoek met de oppervlakte van de tusschen- en middenhersenen, dan kan men aan de seriesneden vaststellen, *dat het grootste gedeelte van de tracti optici, die de oppervlakte van de thalami optici bedekken, volkomen onbeschadigd is gebleven*. Slechts in het uiterste voorste gedeelte van de tracti optici vindt men enkele myelinekorreltjes, welke op een lichte degeneratie wijzen. Het chiasma is volkomen intact, evenals de aanliggende deelen van den hypothalamus. Hierbij moet nog opgemerkt worden, dat de voorste deelen van de kleine hersenen, die dicht bij het operatiegebied liggen, insgelijks volkomen onbeschadigd zijn.

Wanneer men de kernen van de tusschen- en middenhersenen in de seriesneden nader onderzoekt, dan kan men hier bepaalde veranderingen vaststellen. Een van de grootste en daarom zeer gemakkelijk herkenbare kernen is de nucleus rotundus Stieda. Dit ganglion is volkomen intact gebleven. Rondom dit ganglion vindt men een sterk ontwikkeld net van myelinevezels, waarin slechts weinig myelinekorreltjes worden gevonden. Ook in de seriesneden, welke meer craniaalwaarts liggen, kan men vaststellen, dat bij dit ganglion talrijke mergvezels hun oorsprong nemen en naar voren, naar het striatum toe, verlopen. Naast volkomen normale zenuwvezels vindt men in deze strengen ook veel zenuwvezels, waarin de myelinescheede veranderd is; hier worden vele myelinekorreltjes gevonden. Mediaal van de

ronde kern vindt men insgelijks zenuwstrengen, waarbij de mergvezels sterk ontaard zijn. Men heeft hier zonder twijfel met zenuwvezels te doen, welke den tractus strio-thalamicus vormen, en uit de voorhersenen naar de ronde kern en de andere kernen der tusschen- en middenhersenen verlopen. Deze zenuwvezels zijn natuurlijk gedegeneerd; daarentegen zijn de zenuwvezels, die beginnen in de ronde kern met de aanliggende kernen en van hier naar de voorhersenen verlopen, onveranderd gebleven. Dicht bij het vlak der operatiesnede, in het gebied van de traumatische degeneratie, zijn ook deze vezels natuurlijk ontaard.

Dorsaler van den nucleus rotundus vindt men bij duiven in den thalamus de nuclei dorsales en iets meer naar voren en lateraal den nucleus anterior thalami. Deze kernen zijn bij deze duif insgelijks intact gebleven; alleen in het voorste gedeelte van deze kernen vindt men veel myelinekorreltjes, die wijzen op een degeneratie van de zenuwvezels, welke tot den tractus strio-thalamicus behooren en uit de voorhersenen komen. Op grond hiervan is de contour van deze kernen in dit gedeelte niet zoo scherp. Maar ook craniaalwaarts van deze kernen kan men in de seriesneden nog vele normaal uitzijende zenuwvezels vaststellen, welke waarschijnlijk in deze kernen hun oorsprong nemen.

Lateraal van den nucleus rotundus, tusschen dezen en den tractus opticus, ligt de nucleus lateralis anterior en meer ventraalwaarts het corpus geniculatum. *Het corpus geniculatum is volkomen intact gebleven*, terwijl de nucleus lateralis anterior aan de rechter zijde van het praeparaat in het voorste gedeelte iets veranderd schijnt. Hetzelfde beeld vertoont ook de nucleus intercalatus, die mediaal ligt en meer naar voren loopt; deze kern is aan beide zijden in het voorste gedeelte beschadigd, zoodat haar omlijning hier niet zoo scherp is. De nucleus entopeduncularis, welke direct achter de commissura anterior begint en zich van hier tot in de oblongata uitstrekt, is aan beide zijden in het voorste gedeelte gedegeneerd, doordat dit deel in de zone van de traumatische degeneratie ligt.

De kernen van den hypothalamus, de wanden van het infundibulum zijn evenals het hier gelegen chiasma onbeschadigd. Daarentegen zijn de epithalamus met habenula-ganglien voor een gedeelte tegelijk met de voorhersenen geëxstirpeerd. Het gedeelte van den

epithalamus, dat bij de operatie gespaard is gebleven, ligt in de zone van de traumatische degeneratie en is dienovereenkomstig geheel gedegeneerd.

Zooals boven reeds vermeld, kan men zoowel om de ronde kern, als ook om de aangrenzende andere kernen van den thalamus ten deele normale, ten deele gedegeneerde zenuwvezels vaststellen. Daar echter deze duif na de operatie slechts 15 weken heeft geleefd, kan men op grond van het onderzoek van de volgens Weigert-Pal gekleurde praeparaten geen definitief oordeel over de verschijnselen van de secundaire degeneratie in de zenuwstrengen verkrijgen. Slechts zij vermeld, dat tot nog toe in het ventrale gedeelte der middenhersen tot caudaal van den n. oculomotorius myelinekorreltjes zichtbaar zijn, welke op een beginnende degeneratie van den tractus strio-mesencephalicus wijzen. Ook in de omgeving van den n. spiriformis zijn zulke degeneratieverschijnselen aantoonbaar, die op een degeneratie van het dorsale gedeelte van genoemden tractus wijzen.

Zeer belangrijk voor de orientering in de anatomische verhoudingen van vogelhersen zijn de commissuren. Van deze is de voorste, de commissura anterior, bij de exstirpatie der voorhersen mede verwijderd. De commissura posterior is daarentegen volkomen onveranderd gebleven, alleen lateraal van haar worden myelinekorreltjes gevonden in zeer kleine hoeveelheid. Misschien wijzen deze myelinekorreltjes op een secundaire degeneratie van den tractus occipito-mesencephalicus, welke volgens een teekening van Edinger tot aan deze commissuur verloopt. De commissura supra optica G u d d e n - M e y n e r t, die boven het chiasma ligt, is insgelijks onveranderd gebleven, hoewel in haar nabijheid, vooral tusschen haar en den nucleus entopeduncularis, ophooping van myelinekorreltjes zijn vast te stellen.

Uit het microscopisch onderzoek volgt, dat bij duif A *bij de operatie de geheele voorhersen en het voorste gedeelte van de tusschenhersen zijn verwijderd*. Van de talrijke kernen, die in de tusschen- en middenhersen liggen, zijn de meeste volkomen intact gebleven. Slechts de in den epithalamus gelegen ganglia habenulae zijn geheel verdwenen, doordat zij in de zone van de traumatische degeneratie liggen. Op grond hiervan zijn ook de

nuclei entopedunculares in hun voorste gedeelte gedegenereerd. Verder is nog het voorste gedeelte van de nuclei intercalati en van den rechter nucleus lateralis anterior beschadigd, hoewel het grootste gedeelte van deze kernen er volkomen normaal uitziet.

Duif IV. Blauw en bruin. Gewicht: 370 gram.

14 Nov. 1929. Sinds 13 November niet gevoederd.

Aether narcose, *extirpatie der groote hersenen* (hemisferen met corpora striata).

Een half uur na de operatie richt het dier zich op en zit met opgezette veeren en ingetrokken kop overeind. Maakt voortdurend braakbewegingen, welke ophouden na toedienen van water.

15 Nov. Het dier zit den geheelen dag overeind met ingetrokken kop, gesloten oogen, opgezette veeren en breed uitgespreiden staart. Er wordt uitsluitend water gegeven.

16 Nov. Voederen met geweekt brood.

17 Nov. Zit nog steeds in den typischen pathologischen ruststand.

18 Nov. Voederen met kleine geweekte zaden en veel water, waaraan wat kalk en zand is toegevoegd.

19 Nov. Zit voortdurend in den typischen ruststand. Bij druk op den rugkant der teenen, tilt het dier den poot op. Het loopt vooruit bij trekken aan den staart, krabbelt achteruit bij trekken aan den kop en zet zich schrap naar links bij trekken aan den linkervleugel, naar rechts bij trekken aan den rechternvleugel.

20 Nov. Niet gevoederd.

21 Nov. Het dier beweegt zich zoo nu en dan een paar passen vooruit, 's avonds wordt het dier weer gevoederd.

24 Nov. Loopt door de zaal, meestal langs de wanden. Wordt een deur van de zaal opengelaten, dan begeeft het dier zich een enkele maal door de deuropening. Wijkt tijdens het loopen uit voor hindernissen, zooals pooten van tafels en stoelen, stoffige glazen platen enz. Voorts wijkt het dier uit voor koorden en buizen, die zich ter hoogte van

den kop bevinden. Over op den grond liggende koorden struikelt het evenwel steeds.

- 25 Nov. Pupilreacties op licht; het verlichte oog vertoont duidelijke vernauwing, zoolang licht op het oog valt. Het andere oog vertoont geen pupilvernauwing tijdens verlichten van het eerste. Verwijding van de pupil bij vallen van een schaduw op het oog. Pupilvernauwing bij druk op den oogbol.

Oogknipreflex bij aanraken van de cornea en bij invallen van schel licht. In de lucht geworpen, botst het dier tegen hindernissen aan. Bij plotseling wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier nu eens tegen den muur, dan weer op een dichtbijzijnd voorwerp. Bij 10 maal achtereen wegtrekken van de onderlaag neemt het dier de eerste 6 maal een of ander dichtbijzijnd voorwerp als nieuw steunpunt, de laatste 4 maal vliegt het met gespreide teenen naar den grond of botst tegen den muur. Bij langer doorgaan met proefnemingen vliegt het dier steeds tegen de verschillende hindernissen aan. De ademhaling is nu zeer frequent en hijgend, de hartslag-frequentie zeer snel, terwijl het dier warm aanvoelt. Na een serie van 10 proefnemingen wordt in het vervolg steeds een half uur of langer gepauzeerd.

- 26 Nov. Wegtrekken van de onderlaag, zonder dat er steunpunten in de omgeving zijn, heeft het gevolg, dat het dier naar den grond vliegt. Dit geschiedt steeds in een boog naar links, ook wanneer een kap wordt opgezet.

- 27 Nov. Niet gevoederd.

- 28 Nov. Loopt en wijkt uit voor hindernissen.

Levendige afweer- en correctiebewegingen.

Vliegt bij wegtrekken der onderlaag steeds op het aan de linkerzijde dichtstbijgelegen voorwerp. Vliegt vaak op den schouder van den proefnemer.

- 30 Nov. Het vliegen van duiven zonder groote hersenen wordt met dat van normale duiven vergeleken. Bij het verlaten van de onderlaag houden beide de pooten gestrekt en

de teenen gespreid, terwijl tijdens het vliegen de pooten worden opgetrokken en de teenen gebogen. Vóór het neerkomen op één of ander steunpunt worden de pooten naar voren gestrekt en de teenen gespreid.

- 2 Dec. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier wederom steeds op het dichtstbijzijnde, links van het dier gelegen voorwerp, vliegt zelfs vaak op den proefnemer terug. Dit blijkt voornamelijk het geval te zijn, als de proefnemer een witte jas aan heeft. Wordt de jas uitgelaten, dan is dit veel minder het geval. Het dier wordt op een afstand van $1\frac{1}{2}$ meter van een tafel door het wegtrekken van de onderlaag tot vliegen gebracht en vliegt nu steeds naar de tafel.

Wordt op de eene helft der tafel een wit, op de andere helft een zwart karton gelegd, dan vliegt het dier steeds op het witte karton. Ook een witte gootsteen wordt vaak als steunpunt genomen.

- 4 Dec. Het dier, op de hand geplaatst, op een Meter afstand van een tafel en 30 centimeter onder het tafelblad gehouden, vliegt bij wegtrekken van de hand steeds op de tafel. Wordt de hand op 50 centimeter onder het tafelblad en 50 centimeter van den grond gehouden en vervolgens weggetrokken, dan vliegt het dier nu eens naar het tafelblad, dan weer naar den grond. Op 30 centimeter onder het tafelblad gehouden, vliegt het dier bij wegtrekken van de onderlaag bij de 1e serie van 10 proeven 9 maal op den tafelrand en 1 maal naar den grond.

Bij de 2e serie van 10 proeven 10 maal op den tafelrand en 0 maal naar den grond en bij de 3e serie van 10 proeven 8 maal op den tafelrand en 2 maal naar den grond.

Op 50 centimeter van den grond en het tafelblad, bij de 1e serie van 10 proeven 5 maal op den tafelrand en 5 maal naar den grond.

2e serie proeven 4 maal op den tafelrand en 6 maal naar den grond.

3e serie proeven 4 maal op den tafelrand en 6 maal naar den grond.

- 6 Dec. Proeven als op 4 Dec. met hetzelfde resultaat.

Het dier wordt $1\frac{1}{2}$ à 2 meter boven een 1 meter hooge tafel gehouden. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier steeds op het tafelblad, vaak juist op den rand der tafel. Wordt nu een rek van $\frac{1}{2}$ à 1 meter hoogte op de tafel geplaatst en de duif weer door wegtrekken van de onderlaag tot vliegen gebracht, dan vliegt het dier nu steeds op het rek.

- 8 Dec. Duif, op de tafel rondlopend, vermijdt in slecht verlichte omgeving, de randen der tafel op enkele centimeters afstand. In goed verlichte omgeving loopt het dier door tot aan den rand en wiegt heen en weer, als of het naar beneden wil vliegen. Hiertoe komt het echter niet. Wordt het tafelblad lager opgesteld, dan vliegt de duif voor het eerst naar beneden als de afstand tot den grond 40 centimeter bedraagt (slechts een maal zag ik het dier naar beneden vliegen). Ook indien het tafelblad 10 centimeter boven den grond wordt opgesteld, vliegt het dier slechts bij uitzondering naar beneden.

Inplaats van de tafel wordt nu een blokje of stopflesch met houten stop genomen. Het dier springt nu veel eerder naar het lagere niveau. Van een blokje van 10 centimeter hoogte springt het dier in slecht verlichte omgeving 1 à 2 maal per minuut naar beneden, in goed verlichte omgeving 4 à 6 maal per minuut.

- 9 Dec. Het dier wordt op een kistje van 15 à 20 centimeter hoogte op een goed verlichte tafel geplaatst. Het springt steeds op het tafelblad, nooit naar den grond, niettegenstaande de kans voor beide 50 % bedraagt. Dit is zoolang het geval als de omgeving der tafel goed, als wanneer de omgeving slecht verlicht is.
- 10 Dec. In de door daglicht goed verlichte zaal wordt het dier op blokjes van verschillende hoogte geplaatst. Hierbij blijkt, dat het dier van een blokje van:

10	centimeter	4	maal	per	minuut	naar	beneden	springt.
15	„	3	„	„	„	„	„	„
20	„	1	„	„	„	„	„	„
25	„	duurt 3 minuten, al eer het dier springt.						
30	„	„	5	„	„	„	„	„
40	„	slechts 1 maal na dagen lang waarnemen.						
50	„	vliegt niet naar beneden.						

- 12 Dec. Proeven als op 10 Dec. met hetzelfde resultaat.
De duif wordt op een blokje van 15 centimeter hoogte op de tafel geplaatst. De eene kant van de tafel is goed, de andere kant slecht verlicht. Het dier springt steeds op den goed verlichten kant.
Dier op een blokje van 30 centimeter op een tafel geplaatst. Aan den eenen kant staat een ander blokje van 15 centimeter, aan den anderen kant is de tafel 4 maal zoo sterk verlicht als het oppervlak van het blokje van 15 centimeter. Het dier springt nu toch steeds eerst op het blokje van 15 centimeter en daarna op de tafel.
- 13 Dec. Bij naderen van den kop van voren, trekt het dier den kop in. Bij zwaaien met een witten doek achter het dier, loopt het een eindje vooruit, maar staat spoedig weer stil.
- 15 Dec. Proeven van 2—4—8 December herhaald met hetzelfde resultaat.
Wordt het dier inplaats van op een stopflesch op een stokje gezet, dat in een scharnier beweeglijk is en steeds schuiner komt te staan, dan verlaat het dit niet, niet-tegenstaande het lagere niveau slechts 15 centimeter van het stokje verwijderd is. Het dier blijft uren lang corrigeren. De pooten worden zelfs warm door het telkens langs het stokje glijden.
- 16 Dec. Proeven met het dunne ronde stokje voortgezet. De huid aan de buigzijde van de teenen is beschadigd en wond geworden door de wrijving, zonder dat het dier er toe komt de onderlaag te verlaten,

- 18 Dec. Een dikke, om zijn lengte-as draaiende, bamboestok wordt veel eerder verlaten dan een ronddraaiende dunner stok. Een op en neer bewogen vinger verlaat het dier niet, daarentegen de op en neer bewogen vlakke hand wel. In de lucht gekomen, vliegt het dier steeds naar het dichtstbij en links gelegen steunpunt. Bij het ronddraaien van den bamboestok verlaat het dier dezen eerder naarmate de stok dichter bij een ander voorwerp gehouden wordt. Wordt de stok slechts op enkele centimeters afstand van een tafel rondgedraaid, dan vliegt de duif ieder oogenblik op de tafel. Op 1 meter afstand zoo nu en dan, op 2 meter afstand zelden.
- 20 Dec. De duif wordt op korten afstand van het dak van de kooi op de hand gehouden zoodanig, dat de pooten tusschen de vingers hangen. Het dier vliegt nu steeds op het dak van de kooi. Dit is niet het geval, als de afstand tot de kooi grooter is.
- 3 Jan. 1930. Proeven met blokjes van verschillende grootte. Het dier springt frequenter van blokjes van 10 à 15 centimeter hoogte dan van hoogere, struikelt van slechts enkele centimeters hooge blokjes. Vliegproeven bij wegtrekken van de onderlaag: het dier vliegt links om naar het dichtstbijzijnde steunpunt. Een witte en zwarte stok worden op eenigen afstand achter elkaar gehouden, de zwarte voor den witten, terwijl de achtergrond zwart is. Het dier vliegt nu toch op den zwarten, dichtstbijzijnden stok. Men kan aan de richting van het dier zien en aan het spreiden der teenen, alvorens het op den stok aankomt, dat de zwarte als steunpunt zal worden genomen. Trekt men nu den stok, telkens als het dier zich er op wil neerlaten, weg, dan vliegt het nu naar den witten stok. Deze proeven worden 50 maal achtereen herhaald, maar steeds blijft het dier eerst op den zwarten stok aanvliegen.
- 4 Jan. Proef met zwarten en witten stok vele malen herhaald, steeds met hetzelfde resultaat,

- 5 Jan. Proeven met de 2 stokken weer herhaald.
- 6 Jan. Proeven als op 5 Januari met hetzelfde resultaat.
- 7 Jan. Gewicht: 365 gram.
 Pupilreactie op licht: +.
 Oogknipreactie op licht: +.
 Oogknipreactie op dreigbeweging, achter een glazen plaat uitgevoerd: —.
 Op blokjes van 5—40 centimeter hoogte geplaatst, springt de duif zeer frequent van de blokjes, die lager zijn dan 20 centimeter, zelden van blokjes van 30 en 40 centimeter hoogte af.
 Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier op de dichtstbij gelegen voorwerpen (steeds op de voorwerpen links van de duif).
- 7 Jan. Autopsie.

Microscopisch onderzoek der in seriesneden gelegde hersenen.

Het onderzoek der hersenen van de duif IV, welke insgelijks in seriesneden, volgens Weigert-Pal en met karmijn gekleurd, gelegd zijn, toont andere afwijkingen aan dan die gevonden bij duif A. Reeds bij het macroscopisch onderzoek der praeparaten kan men vaststellen, dat van beide zijden van den hersenstam nog deelen van de voorhersen aanwezig zijn. Deze resten der voorhersen, die tot het occipitale gedeelte behooren, zijn niet groot. Aan den rechterkant hebben zij den vorm van een kegel, aan den linker van een dunne strook. De beide resten zijn door een brug, die boven de derde ventrikel loopt, met elkaar verbonden. De derde ventrikel is betrekkelijk breed, vooral in het voorste gedeelte.

Bij het microscopisch onderzoek dezer resten van de voorhersen blijkt, dat zij voor het grootste gedeelte gedegenerieerd zijn en uit neuroglia bestaan. Slechts in het achterste gedeelte van deze overblijfselen der voorhersen kan een betrekkelijk kleine strook waargenomen worden, waarin zich een fijn net van myelinevezels en zenuwcellen bevinden. Slechts dit kleine gedeelte der voorhersen heeft dus zijn normalen bouw behouden. *De zenuwstrengen, welke de pedunculi vormen en de voorhersen met de tusschen- en midden-*

hersenen verbinden, zijn bij de operatie doorgesneden, daardoor is elke verbinding tusschen de nog gebleven resten der voorhersenen en de achter gelegen deelen der hersenen geheel verbroken. Men kan dus op grond van het microscopisch onderzoek tot de gevolgtrekking komen, dat de resten der voorhersenen, die nog aanwezig zijn, geen functioneele beteekenis kunnen hebben gehad.

Bij het microscopisch onderzoek van den hersenstam kan men vaststellen, dat van de tusschenhersenen het voorste gedeelte tegelijk met de voorhersenen is geëxstirpeerd. Daarbij vertoont het overgebleven gedeelte der tusschenhersenen een betrekkelijk sterke degeneratie. Dit valt bijzonder op, wanneer men deze hersenen met die van de duif A vergelijkt.

De tractus opticus, die aan de oppervlakte van den thalamus ligt, is geheel intact gebleven, nergens kan men een directe beschadiging van de zenuwvezels, waaruit hij gevormd wordt, vaststellen. Toch vindt men in het voorste gedeelte van den tractus betrekkelijk veel myelinekorreltjes, welke op een degeneratie van dit gedeelte wijzen. Deze degeneratieverschijnselen moeten waarschijnlijk als een gevolg van de traumatisatie van dit gedeelte der hersenen gedurende de operatie en van door de operatie veroorzaakte stoornissen in de bloedvoorziening beschouwd worden. Dit blijkt uit de ligging dezer myelinekorrels vlak bij de zone der traumatische degeneratie. Alle andere deelen van den tractus opticus, alsook het chiasma, vertoonen geen degeneratieverschijnselen.

De uitgebreide zone van traumatische degeneratie heeft de structuur van een groot deel der tusschenhersenen geheel verloren doen gaan.

De basis van den hersenstam, die achter het chiasma ligt en door den hypothalamus gevormd wordt, is volkomen intact gebleven. Ook de verder naar achter liggende deelen van de midden- en achterhersenen en eveneens ook de oppervlakte van de kleine hersenen, die aan het operatieveld grenst, vertoonen geen teekenen van beschadiging.

Ten gevolge van de grootere traumatisatie van het voorste gedeelte van den hersenstam vertoonden de kernen van de tusschenhersenen bij deze duif een min of meer sterk uitgesproken degeneratiebeeld. De epithalamus met de habenula-ganglien, die

vermoedelijk nog in de zone van de traumatische degeneratie vallen, zijn geheel gedegenereerd. Van de kernen van het centrale deel van den thalamus is het voorste gedeelte van den nucleus rotundus sterk gedegenereerd. Zijn voorste grens kan niet worden vastgesteld. Slechts meer caudaalwaarts is deze kern door myelinevezels, waarin echter veel myelinekorrels aanwezig zijn, omgeven. De nn. dorsales anteriores en de nn. intercalati zijn voor het grootste gedeelte verloren gegaan. Slechts het min of meer veranderde achterste gedeelte van deze kernen kan nog herkend worden. De zenuwvezels, die van de voorhersenen naar deze kernen loopen, de tracti striothalamici dorsales en ventrales, alsook de verder naar achter verloopende tr. strio-mesencephalicus, zijn gedegenereerd. De zenuwvezels, die van de genoemde kernen naar de voorhersenen gaan, zijn insgelijks grootendeels gedegenereerd. Slechts van uit de caudale deelen dezer kernen loopen normale zenuwvezels craniaalwaarts tot aan de grens der traumatische degeneratiezone. Vooral van uit de ronde kernen kan zulk een tamelijk breede zenuwbundel, een deel van den tractus thalamo-striatus, worden waargenomen.

Van de kernen van den thalamus, die lateraal van de ronde kern liggen, is de n. lateralis, die direct aan den epithalamus grenst, voor het grootste gedeelte gedegenereerd. *Daarentegen is het corpus geniculatum grootendeels onveranderd gebleven*, daaromheen vindt men vele normaal uitziende myelinevezels. Slechts het voorste gedeelte van het geniculatum is min of meer veranderd, hier vindt men ook veel meer myelinekorrels.

Terwijl de kernen van de tusschenhersenen, zooals zoo juist beschreven, min of meer sterke degeneratieverschijnselen vertoonen, zijn de kernen der middenhersenen, die verder naar achteren liggen, onbeschadigd gebleven. De commissura supra optica vertoont bij deze duif duidelijke degeneratieverschijnselen. Vooral aan de linker zijde der praeparaten is de degeneratie heel sterk waar te nemen. Hier is het grootste deel der zenuwvezels verdwenen, terwijl de nog aanwezige vezels bijna zonder uitzondering min of meer gedegenereerd zijn. Aan den rechter kant der praeparaten zijn vele zenuwvezels gespaard gebleven; de meeste zijn echter min of meer gedegenereerd. Deze sterke degeneratie

van de commissura supra optica bij deze duif moet waarschijnlijk verklaard worden, doordat de commissura in dit geval dicht aan het gebied der traumatische degeneratie grenst.

De commissura posterior ziet er volkomen normaal uit, maar in haar laterale deelen zijn vele myelinekorrels waar te nemen. Daar echter ook in de omgeving der laterale deelen vele gedegeneraerde zenuwvezels worden gevonden, is het moeilijk uit te maken, of deze myelinekorreltjes de uiting zijn van degeneratieverschijnselen in de commissuur zelf, of van aangrenzende zenuwstrengen.

Zooals hierboven reeds vermeld, zijn de mergvezels der zenuwstrengen, welke de voorhersenen met de kernen der tusschenhersenen verbinden, voor het grootste gedeelte gedegeneraerd. Slechts weinig zenuwstrengen, welke in deze kernen ontspringen, zijn min of meer normaal gebleven. Ook in de caudaalwaarts gelegen deelen der tusschenhersenen, evenals in de middenhersenen, zijn bij deze duif verschillende vezelbundels sterk gedegeneraerd, die volgens hun ligging tot de traecti strio-thalamici en tr. strio-mesencephalici behooren. Behalve deze zijn ook nog in andere strengen degeneratieverschijnselen zichtbaar. Op een nadere bepaling dezer ontatdingen wordt echter niet ingegaan, omdat voor een bepaling der secundaire degeneratie de praeparaten niet geschikt zijn, daar ook deze duif na de operatie slechts 12 weken heeft geleefd. De bepaling der secundaire degeneratieverschijnselen lag dan ook niet in de strekking van dit onderzoek, dat voornamelijk als contrôle van de bij de operatie verrichte exstirpaties is bedoeld.

Op grond van het microscopisch onderzoek der hersenen van duif B blijkt dus, dat de veranderingen in deze hersenen in het algemeen met die van duif A overeenkomen. Ook bij duif B *heeft men feitelijk met een totale verwijdering der voorhersenen te doen*, daar, zooals door het microscopisch onderzoek kon worden aangetoond, het functioneele verband tusschen de resten der voorhersenen en de meer naar achter gelegen deelen der hersenen is verbroken. *Van de tusschenhersenen is bij deze duif het voorste gedeelte tegelijk met de voorhersenen verwijderd*; ten gevolge van een sterke traumatatie was verder een deel van de tusschenhersenen gedegeneraerd.

Door deze sterke degeneratie van de tusschenhersenen onderscheiden zich de hersenen van de duif IV van de hersenen van de duif A.

Duif D. Gewicht: 400 gram.

15 Febr. 1930. Aethernarcose. *Exstirpatie van hemisferen en corpora striata.*

Zit kort na de operatie in den op slaap gelijkenden toestand met ingetrokken kop, gesloten oogen, opgezette veeren, breed uitgespreiden staart. Zoo nu en dan schudt het dier de veeren. Braakt. Na toedienen van veel water houdt het braken op.

16 Febr. Voederen met geweekt brood.

17 Febr. Voederen met kleine geweekte zaden. Veel water bijgegeven.

19 Febr. De ruststand wordt zoo nu en dan onderbroken door loopen langs de wanden der kooi.

21 Febr. Afweer- en correctiebewegingen intact.

Pupilvernauwing bij invallen van schel licht in het oog. Geen pupilreactie bij naderen van het oog met een voorwerp. Het dier loopt door de zaal en gaat voor hindernissen uit den weg.

24 Febr. Wijkt tijdens het loopen uit voor hindernissen. Stoot echter herhaalde malen tegen een heldere glazen plaat. Ontwijkt op kophoogte gespannen touwtjes, laag gespannen touwtjes niet. Struikelt bij afstappen van een 2 centimeter hoog blokje, springt niet van blokjes van 10 tot 20 centimeter hoogte naar beneden.

26 Febr. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier naar een ander voorwerp. Neemt den kop van een kat en den rug van een hond als nieuw steunpunt. Door de afweerbewegingen van de als onderlaag dienende dieren wordt de duif gedwongen deze rustpunten te verlaten. Steeds wordt het dichtstbijzijnde steunpunt genomen. Is geen steunpunt aanwezig, dan vliegt het dier tegen den muur.

De duif wordt op een halven Meter afstand 30 centimeter onder het niveau van een tafelblad gehouden en de onderlaag weggetrokken. Het dier vliegt steeds op de tafel (het tafelblad bevindt zich 1 Meter boven den grond). Op 50 centimeter onder het tafelblad gehouden, waardoor dus de afstand van de duif tot het tafelblad even groot is als die tot den grond, vliegt het dier, bij wegtrekken van de onderlaag, even dikwijls naar den grond als naar de tafel. Wordt de onderlaag 1 Meter boven de tafel gehouden en weggetrokken, dan vliegt het dier steeds naar de tafel.

Wordt een rek 50 centimeter boven het tafelblad opgesteld en het dier op een onderlaag 1 Meter boven de tafel geplaatst, dan vliegt het bij wegtrekken van de onderlaag op het rek. Op 1 Meter afstand voor de duif wordt een stok horizontaal gehouden, 10 centimeter hooger en er achter nog een tweede stok, terwijl een derde stok 10 centimeter lager en achter den eersten stok wordt geplaatst en zoo telkens 10 centimeter verder wéér een. Bij wegtrekken van de onderlaag neemt het dier steeds den eersten stok als nieuw steunpunt. Een normale duif vliegt nu eens op den eenen, dan weer op den anderen stok.

- 27 Febr. Aan den rand van slechts enkele centimeters hooge blokjes gekomen, struikelt de duif. Zij springt naar beneden van 10 centimeter hooge blokjes, ook van 15 centimeter hooge, daarentegen niet meer van een 20 centimeter hoog blokje.

Vliegt bij wegtrekken van de onderlaag steeds naar dichtstbijzijnde steunpunten. Proeven van 26 Febr. herhaald met hetzelfde resultaat.

- 2 Mrt. Vluchtreacties nagegaan. Het dier trekt op een afstand van 15 centimeter den kop in bij naderen van voren en in de mediaanlijn. Reageert bij naderen van achteren en terzijde reeds op een afstand van 1 Meter. Op dezen afstand is de vluchtreflex levendiger dan bij naderen van 15 centimeter van voren. Het dier tracht door snel

loopen en slaan met de vleugels aan de naderende hand te ontkomen.

Proeven met twee tafels. De duif stapt steeds op den schaduwrand (afb. 32), welken de eene tafel op de andere werpt en eveneens in een spleet tusschen twee even hooge tafels.

- 4 Mrt. Ook dit dier vliegt bij wegtrekken der onderlaag steeds naar een lichtvlek op den grond of den muur. Wijkt uit voor schaduwen op den grond. Vooral voor donkere breede schaduwen wordt op enkele centimeters afstand uitgeweken, niet voor dunne zwarte schaduwstrepen van enkele centimeters breedte. Diffuse grijze schaduwen op een witten ondergrond worden soms wel, soms niet vermeden; dezelfde schaduwen op een zwarten ondergrond worden nooit vermeden. Wel wijkt het dier uit voor zwarte donkere schaduwen op zwarten verlichten ondergrond. Zonder aarzelen stapt het dier echter van een wit op een zwart karton. Wordt het zwarte karton verlicht, het witte niet, dan blijft het dier steeds op het zwarte en gaat niet naar het witte.
- 7 Mrt. De duif vliegt na wegtrekken van de onderlaag steeds naar een op den muur geprojecteerde lichtplek. Ook vliegt het dier naar een donkere schaduwstreep op den verlichten muur en botst hier tegen aan.
- 9 Mrt. Sinds 8 Maart niet gevoederd. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier steeds op het dichtstbijzijnde voorwerp, soms op de meest zonderlinge steunpunten. Zoekt geen soortgenooten op en wijkt voor den bak met voeder, evenals voor andere voorwerpen, uit. Bij wegtrekken van de onderlaag landt het dier vaak op het hoofd van een bij de proeven aanwezig persoon, ook neemt het dier soms een andere duif tot nieuw steunpunt.
- 14 Mrt. Op een tafel worden touwhekjes aangebracht. De stand van deze hekjes wordt af en toe veranderd, terwijl de touwtjes afwisselend door dikkere en dunnere draden

worden vervangen. De duif loopt verscheidene malen van het eene einde van de tafel naar het andere. Het aantal malen, dat het dier een touwtje aanraakt, wordt genoteerd en de verhouding van het aantal botsingen t. o. v. het aantal hekjes, dat het dier gepasseerd heeft, berekend. Hierbij vinden wij dat:

bij enkel gespannen dikke witte koorden het dier zich in 33 % der gevallen stoot,

bij enkel gespannen dikke zwarte koorden in 40 %,

bij dubbel gespannen dikke witte koorden in 2 %,

bij dubbel gespannen dikke zwarte koorden in 3 %,

bij enkel gespannen witte katoendraden in 40 %,

bij enkel gespannen zwarte katoendraden eveneens in 40 %,

bij 4 of 5 dubbel gespannen zwart garen in 90 % der gevallen, terwijl het dier bij 4 of 5 dubbel gespannen wit garen zich in 50 % der gevallen stoot.

- 15 Mrt. Vliegt bij wegtrekken der onderlaag steeds naar een voorgehouden stok. We kunnen reeds aan de richting van den kop tijdens de vlucht constateeren, dat het dier naar den stok zal vliegen. Terwijl het dier op den stok toevliegt, wordt deze plotseling naar boven bewogen. De duif volgt de beweging van den stok. Bij naar beneden bewegen van den stok vliegt het dier dezen eveneens na.

De op de vlakke hand dichtbij een ander steunpunt op en neer bewogen duif draait met den kop, slaat met de vleugels in de lucht en richt den kop op een of ander steunpunt. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier nu steeds naar het steunpunt, waar het aanvankelijk den kop op gericht heeft.

- 16 Mrt. De duif zit rustig op een tafel. Wordt het dier nu door wegduwen met de vlakke hand een eindje van de tafel verwijderd, dan vliegt het steeds op de tafel terug. Dit is niet het geval, als wij het dier ineens op grooten afstand van de tafel verwijderen.

Op de vlakke hand gehouden, terwijl de pooten tussehen de vingers hangen, zet het dier de pooten op den zich daarvoor bevindenden vinger. Op dezelfde wijze vlak voor het dak van een kooi gehouden, vliegt het dier op het dak.

De duif wordt op een, met gelijkmatige snelheid om zijn lengte-as roteerenden, dikken bamboestok geplaatst, terwijl in de omgeving geen steunpunten aanwezig zijn, of slechts op grooten afstand. Het duurt nu zeer lang, alvorens het dier wegvliegt. Bij naderen met den draaienden stok naar een tafel, vliegt het dier eerder op de tafel, als deze dichterbij is, dan wanneer de afstand tot de tafel grooter is. Als de zaal geheel leeg is, kunnen wij den stok wel 50 tot 100 maal rond-draaien, alvorens het dier van den stok afvliegt. Dezelfde proeven op 2 Meter afstand van een lange tafel herhaald, moet de stok 20 tot 30 keer rondgedraaid worden, op 1 Meter 10 à 15 keer, op $\frac{1}{2}$ Meter 4 of 5 keer, terwijl nog dichterbij gekomen 1 à 2 maal rond-draaien soms reeds voldoende is, om het dier naar de tafel te doen vliegen.

- 17 Mrt. De duif wordt op de hand geplaatst. 1 Meter voor het dier en een halven M. hooger wordt een zwarte en achter dezen een witte stok tegen zwarten achtergrond gehouden. Bij wegtrekken der hand vliegt het dier steeds op den zwarten stok toe. Nu wordt 50 maal achtereen de zwarte stok weggetrokken, even voordat het dier dezen bereikt heeft, toch vliegt het steeds weer naar dit steunpunt toe. 's Middags worden de proeven herhaald met hetzelfde resultaat.
- 18 Mrt. Proeven als op 17 Maart met hetzelfde resultaat.
- 19 Mrt. Proeven als op 18 Maart met hetzelfde resultaat.
- 20 Mrt. Proeven als op 17 Maart steeds met hetzelfde resultaat.
- 21 Mrt. Proeven als op 17 Maart steeds met hetzelfde resultaat.
- 23 Mrt. Vliegt bij wegtrekken van de onderlaag steeds naar een lichtvlek op den grond. Is geen lichtvlek in de

zaal aanwezig, dan vliegt het dier met gestrekte pooten en gespreide teenen tegen verschillende hindernissen aan.

In de zaal bevindt zich aan den kant van het raam een lange zwarte wandtafel met gelen rand, links daarvan tegen den muur een witte gootsteen. Zijn de gordijnen voor de vensters opgehaald, zoodat het buitenlicht op de tafel valt, dan vliegt het dier bij wegtrekken der op 2 Meter van de tafel verwijderde onderlaag steeds naar de tafel. Bij 10 maal wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier onder deze omstandigheden 10 maal naar de tafel.

Nu worden de gordijnen neergelaten en de zaal door kunstlicht verlicht. Van de 10 keer, dat de onderlaag wordt weggetrokken, vliegt de duif nu 5 maal naar den gootsteen en 5 maal naar den tafelrand. Worden de gordijnen weer opgehaald en de tafelrand door een zwarten doek afgedekt, dan vliegt het dier nu steeds naar den gootsteen. Is de gootsteen door een zwarten doek afgedekt, dan vliegt het dier steeds naar de tafel.

24 Mrt. De tafelrand wordt voor een deel met een strook wit papier, voor een ander deel met een zwarten doek afgedekt. De duif op een hand op ± 3 meter afstand van den tafelrand gehouden, vliegt bij wegtrekken van de hand steeds naar het niet door het doekje afgedekte gedeelte van den rand (10 maal achtereen).

In de door daglicht goed verlichte zaal worden een wit en een zwart kistje naast elkaar gezet. Uit de gemiddelden van een serie proeven, waarbij telkens 10 maal de op 2 meter van de kistjes verwijderde onderlaag weggetrokken werd, blijkt, dat het dier even vaak het eene als het andere kistje tot steunpunt neemt. Staat het zwarte kistje voor het witte, dan wordt steeds het zwarte als steunpunt genomen.

Een zwart kistje tegen witten achtergrond wordt van de 10 maal, dat de onderlaag wordt weggetrokken 8 maal als steunpunt genomen.

Een wit kistje tegen witten achtergrond wordt van de de 10 maal, dat de onderlaag wordt weggetrokken, 3 maal als steunpunt genomen.

- 26 Mrt. Een witte stok op zwarten achtergrond wordt, bij 10 maal wegtrekken van de op 2 meter van den stok verwijderde onderlaag, 9 maal als steunpunt genomen. Een zwarte stok op zwarten achtergrond wordt, bij 10 maal wegtrekken van de op 2 meter van den stok verwijderde onderlaag, 2 maal als steunpunt genomen.

- 28 Mrt. Wordt een wit kistje voor de tafel geplaatst en de tafel verlicht, dan vliegt de duif bij wegtrekken van de onderlaag 10 maal naar de tafel.

Wordt een zwart kistje voor de tafel geplaatst en de tafel verlicht, dan vliegt de duif bij wegtrekken van de onderlaag 10 maal naar de tafel.

Een voor de tafel geplaatst kistje (wit of zwart) wordt goed, de tafel slecht verlicht. Het dier vliegt bij 10 maal wegtrekken der onderlaag nu 10 keer naar het kistje.

Het witte kistje wordt nu zoo geplaatst, dat het een donkere schaduw op den witten achtergrond werpt. Herhaalde malen vliegt de duif nu naar de donkere schaduw.

Over de tafel wordt een wit laken gelegd, hetwelk door een booglamp sterk is verlicht. De duif is op 3 meter afstand van de tafel verwijderd. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier slechts $1\frac{1}{2}$ meter in de richting der tafel, maar wijkt dichterbij gekomen uit en vliegt terug. Dit wordt vele malen herhaald, steeds met hetzelfde resultaat.

Op het kistje wordt een glanzend wit karton gelegd; bij wegtrekken van de onderlaag, neemt de duif dit kistje nu nooit meer als steunpunt, maar wijkt reeds op 1 à $1\frac{1}{2}$ meter voor het blinkende oppervlak uit. Een dof zwart karton, op het kistje gelegd, en eveneens met de booglamp verlicht, wordt wel steeds als steunpunt genomen.

29 Mrt. Pupilvernauwing op licht $\pm$ op het verlichte oog. Ook van het andere oog vernauwt zich de pupil, maar deze vernauwing verdwijnt weer.

Naderen met een voorwerp: pupilvernauwing, *niet* consensueel.

Aanraken der cornea geeft een knipreactie. Invallend schel licht eveneens.

Afweer- en correctiebewegingen levendig.

Bij de proeven met wegtrekken der onderlaag blijkt weer, dat steeds steunpunten in de best verlichte gedeelten der zaal worden opgezocht.

Proeven als op 28 Maart met hetzelfde resultaat.

Gewicht 380 gram.

1 Apr. Autopsie (Fig. II).

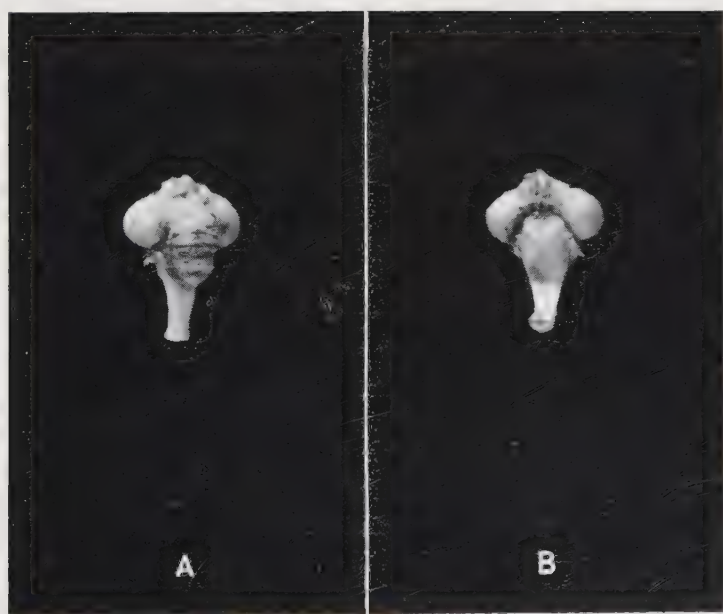


Fig. II.

Resteerende hersendeelen. (Natuurlijke grootte).

A. Van de dorsale zijde gezien.

B. Van de ventrale zijde gezien.

Duif. Bruin en grijs. Gewicht: 365 gram.

Merkteeken: ster.

- 2 Oct. 1930. Aethernarcose. Carotiden afgeklemd. *Exstirpatie der groote hersenen* (hemisferen en corpora striata). Wonden aan hals en kop met agraves gesloten. Dier zit kort na de operatie met gesloten oogen in den typischen ruststand. Na $\frac{3}{4}$ uur carotidenklem verwijderd. Veel water gegeven.
- 4 Oct. Dier zit in den typischen ruststand. De afweer- en correctiebewegingen zijn aanwezig.
- 6 Oct. Zit in den typischen ruststand. Wordt dagelijks gevoederd met kiemende zaden.
- 16 Oct. Agraves verwijderd. Levendige afweer- en correctiebewegingen.
- 18 Oct. Wond aan den hals geneest slecht en is hinderlijk met voederen. (Geen bewegingsdrang.
- 22 Oct. Wond aan den hals bijna genezen.
- 7 Nov. Het dier loopt en wijkt uit voor hindernissen. Op een tafel geplaatst, vermijdt het op enkele centimeters afstand den rand. Wijkt uit voor op de tafel aangebrachte touwhekjes. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier steeds op een of ander steunpunt. Wijkt tijdens het vliegen voor de muren uit.
- 10 Nov. Loopt en wijkt uit voor hindernissen.
Pupilreacties: vernauwing op invallend schel licht: +.
Vernauwing bij naderen van het oog met een vinger: +.
Oogknipreacties: op invallen van schel licht: +,
op het maken van dreigbewegingen achter een glasplaat: —.
Vluchtreacties: +.
- 24 Nov. Oogspiegelproeven. De retina vertoont geen afwijkingen. De refractie stemt overeen met die van normale duiven. Nu eens wordt een hypermetropie van 2 dioptricën, dan weer een emmetropie gevonden.

- 20 Nov. Oogspiegelproeven herhaald met hetzelfde resultaat. Bij verlichten van het rechteroog draait het dier naar links, bij verlichten van het linkeroog draait het dier naar rechts en richt zich tenslotte met den rug naar de lichtbron.
- 15 Dec. Loopt en wijkt uit voor hindernissen.
Wijkt tijdens het vliegen voor de muren uit. Komt steeds goed op een steunpunt aan. Springt zonder aarzelen van een blokje van 10 centimeter hoogte, daarentegen niet van een blokje van 30 centimeter hoogte, wel maakt het telkens bewegingen alsof het naar beneden zal vliegen. Op een $1\frac{1}{2}$ meter hoog opgesteld plankje van 8 bij 8 centimeter blijft het dier stil zitten en neemt den ruststand aan. Eenmaal stapt het dier naast het plankje en vliegt, in de lucht gekomen, naar een hanebalk. Een andere maal begint het dier met de vleugels te klappen en op het vlakje rond te draaien; de wiekslag wordt steeds sneller, waardoor het dier nu iets boven zijn steunvlak komt en, eenmaal in de lucht gekomen, op een dichtbijzijnden balk vliegt.
Het dier loopt verscheidene malen de kooi rond. Wordt een spiegel in de kooi geplaatst, dan wijkt het dier op wisselende afstanden hiervoor uit. Soms loopt het dier echter tegen den spiegel aan. Vaak schijnt het of de duif voor haar eigen spiegelbeeld uit den weg gaat.
- 19 Dec. Het dier loopt steeds aan de eene zijde van de kooi, telkens tot vlak bij het gaas. Aan deze zijde grenst een 2e kooi, die aanmerkelijk beter verlicht is dan de kooi, waarin het dier zit. Aan deze zijde van de kooi loopt het dier telkens heen en weer, met het lichaam vlak tegen het gaas aangedrukt, zoodat de snavel er voortdurend tegen aantikt. Dit tegen het gaas aandringen neemt men ook bij normale duiven of kippen waar, vooral wanneer in de andere kooi voeder of soortgenooten aanwezig zijn.
- 20 Dec. Waarneming in de donkere kamer. Nadat het dier eenigen tijd in het donker heeft gezeten, wordt met den

oogspiegel licht in het oog geworpen. Er treedt een pupilvernaauwing op en het dier knijpt tijdelijk de oogleden dicht. Bij doorgaande verlichting wendt het dier den kop af en draait met den staart naar de lichtbron toe. Wordt nu de lichtbron weer voor den kop van het dier gebracht, dan draait het zich ook nu weer zoo, dat de staart naar de lichtbron toegekeerd is.

21 Dec. De duif wordt op een rek van ongeveer $1\frac{1}{2}$ meter hoogte geplaatst. Nadat het dier geruimen tijd op het rek heeft gezeten, vliegt het tenslotte in een boog naar den grond.

2 Jan. 1931. Loopt en kijkt uit voor hindernissen.

Voor een spiegel geplaatst tracht het dier er soms langs te komen, meestal wijkt het echter, evenals voor andere hindernissen, uit. Er is geen verschil waar te nemen in den afstand tussehen het naderen tot een voorwerp en het naderen tot een spiegel.

6 Jan. Op een moeilijk te behouden onderlaag (een plankje van 8 bij 8 centimeter) $1\frac{1}{2}$ meter boven den grond geplaatst, komt het dier waarschijnlijk door misstappen over den rand in de lucht en vliegt dan naar een of ander steunpunt. Op 25 centimeter hoogte blijft het dier op het kleine steunvlak corrigeeren, komt echter een paar maal door misstappen op den grond terecht. Ook op 15 centimeter hoogte blijft het dier corrigeeren, daarentegen springt het wel van 5 tot 10 centimeter hooge blokjes naar beneden. Het is echter twijfelachtig of het dier van een niveau van 5 centimeter en lager struikelt, of dat het er afstapt. Bij 10 centimeter hoogte wordt even geaarzeld, de randen van het blokje met de teenen omklemd en dan naar beneden gesprongen. Bij 5 centimeter en lager maakt het echter steeds den indruk van struikelen. Vergeleken met normale gekortwiekte duiven blijkt dat deze dieren *steeds zonder struikelen* van lage blokjes afstappen.

15 Jan. Nadert men, veel bewegingen makend, het dier van achteren op een afstand van 50 centimeter, dan loopt het weg en slaat met de vleugels. Wordt de duif opgepakt en op een ander gedeelte van den vloer neergezet, dan vlucht ze weg voor de achter haar gehouden hand. Wordt het dier echter op een 30 centimeter hooge stopflesch geplaatst, dan vertoont het bij naderen van de hand ook nog een zekere onrust, maar blijft toch op het hoogere niveau zitten. De duif ontvlucht dus nu de naderende hand niet meer. Ook bij lagere niveau's van 10 en 15 centimeter springt het dier bij naderen van de hand niet naar beneden. Wordt het dier op een blokje van 10 centimeter hoogte gezet en van achteren genaderd, dan springt het een enkele maal naar den grond. Bij nog lagere verhevenheden ontvlucht het dier de hand, loopt snel van het blokje op den grond, waarbij het vaak over den rand struikelt.

20 Jan. Loopt en kijkt uit.

Vliegt bij wegtrekken van de onderlaag op steunpunten en ontwijkt de muren.

Vluchtreacties treden bij naderen van achteren op verschillende afstanden op, echter niet binnen de 50 centimeter.

Nystagmusproeven: duidelijke optische nystagmus en nanystagmus van den kop. Op draaischijf duidelijke kopnystagmus met snelle phase in de draairichting. Eveneens treedt een kopnystagmus op, wanneer een 50 centimeter hooge cylinder met een middellijn van 60 centimeter met verticale strepen (4 centimeter zwart, tegen 8 centimeter wit) om het dier wordt heengedraaid. Deze nystagmus is met den langzamen component in de draairichting van den cylinder, met den snellen component in tegengestelden zin gericht. Duidelijke draainystagmus en nanystagmus waarneembaar, als een cylinder met verticale strepen op de draaischijf wordt bevestigd en aldus cylinder en schijf gelijktijdig worden gedraaid. De snelle

phase van den nystagmus is gericht tegen de draai-richting in en stemt dus overeen met den nystagmus, die een duif met gesloten oogen op de draaischijf vertoont.

In het wagentje geplaatst en midden in het vertrek voortgetrokken, vertoont het dier schokkende bewegingen van den kop en wel vooruitrijdend schokkende bewegingen naar voren, achteruitrijdend schokkende bewegingen naar achteren.

Bij draaien van den cylinder om het dier heen vertoont het zeer sterken nystagmus. Bij plotseling stilhouden van den cylinder *gaat de nystagmus nog eenigen tijd in dezelfde richting door.*

21 Jan. Loopt en wijkt uit.

Ook voor donkere schaduwen op den grond wordt uitgeweken.

Oogspiegelproeven: Vergeleken met normale duiven zijn geen veranderingen aan de retina te constateeren. Het dier is emmetroop of 2 à 3 dioptrieën hypermetroop; dit lijkt voortdurend te wisselen.

Dier wordt achtervolgd door een normale duif en tracht te ontkomen.

22 Jan. Dier loopt door de zaal en wijkt uit voor hindernissen. Springt van 10 centimeter hooge blokjes naar beneden. Niet van 15 of 20 centimeter hooge blokken.

Wordt het dier op een spiegel van 70 bij 70 cM. geplaatst, dan verzet het de pooten niet en draait alleen wat in het rond. Het loopt niet over den spiegel, daarentegen wel over een glazen, niet spiegelende, plaat. Een op den grond liggende spiegel wordt vermeden. Het dier loopt er steeds omheen en zet er nooit een poot op. Wordt het dier op een blokje van 10 centimeter op den spiegel geplaatst, dan springt het niet naar beneden. Dit is wel het geval, als de spiegel wordt afgedekt met een doek.

23 Jan. Het dier wordt door de hand achtervolgd en ontvlucht deze.

Een op den grond liggende spiegel (70 bij 70 c.m.) wordt ontweken, door er omheen te loopen, of zelfs, door er over heen te *vliegen* (tweemaal achtereen vloog het dier over den spiegel).

Dier op blokjes van verschillende hoogte geplaatst en achtervolgd, springt, stapt of loopt zonder aarzelen van deze verhoogingen af. Zetten wij het 10 centimeter hoge blokje op den spiegel, dan vlucht het dier, ook als het achtervolgd wordt, niet weg, wel loopt het onrustig op het blokje heen en weer alsof het eraf zal vliegen, maar hiertoe komt het nooit. Wordt het dier door duwen tegen den staart gedwongen van het blokje af te springen, dan komt het nooit op den spiegel terecht, maar vliegt de lucht in (10 maal achtereen). Ook van een blokje, dat aan den rand van den spiegel is geplaatst, springt het dier steeds op den vloer en nooit op den spiegel, niettegenstaande de kans naar beide 50 % bedraagt.

24 Jan. Dier op draaischijf in het midden van het vertrek. Duidelijke nystagmus met de snelle phase in de draairichting. Met geopende oogen geen nanystagmus. Met gesloten oogen wel nanystagmus.

Om de duif wordt een cylinder met verticale strepen rondgedraaid. Het dier vertoont een nystagmus met snelle phase tegen de draairichting in. Na ophouden met draaien gaat de nystagmus in dezelfde richting door. Dit is ook het geval, als het dier de oogen sluit. Het sluiten der oogen geschiedt meestal als de cylinder langeren tijd achtereen om het dier wordt heen gedraaid.

Cylinder hangt stil, dier op draaischijf: Nystagmus met snelle phase in de draairichting, daarentegen geen nanystagmus.

Witte cylinder op draaischijf; beide draaien: verminderde nystagmus en gevolgd door zeer duidelijken en langdurigen nanystagmus.

Witte cylinder op draaischijf; beide draaien in dezelfde richting: Er treedt een zwakkere nystagmus op (zoowel het aantal als de amplitude dezer slagen verminderen). Zeer sterke nanystagmus met snelle phase tegen de draairichting in.

- 25 Jan. Nystagmusproeven: draaien van de schijf naar rechts. *Vrijstaand op de schijf*: Nystagmus naar rechts. Geen nanystagmus.

Omgeven door effen cylinder: Nystagmus naar rechts.

Sterke nanystagmus naar links.

Omgeven door tegengesteld draaienden cylinder met strepen: Nystagmus naar rechts. Geen nanystagmus.

Omgeven door in dezelfde richting draaienden cylinder met strepen (de cylinder draait 2 maal zoo snel als de schijf): Nystagmus naar links. Nanystagmus naar links.

- 26 Jan. In wagentje met lage wanden door de zaal gereden: rythmische kopbewegingen. In wagentje met hooge wanden geen kopbewegingen. Duif, door een gang met effen wanden getrokken, vertoont evenmin kopbewegingen. Ook een blinde duif zonder groote hersenen vertoont geen kopbewegingen. Levendige vluchtreacties bij naderen met veel bewegingen van boven achter of opzij, daarentegen zeer weinig of geen vluchtreactie bij naderen van voren. *Hoe langzamer de bewegingen, des te minder vluchtreactie*. Naderen met kleiner voorwerp veroorzaakt minder vluchtreactie dan naderen met een groot voorwerp.

Op een blokje van 10 centimeter geplaatst, waarvan zich aan den eenen kant de grond, aan den anderen kant een spiegel bevindt, springt het dier steeds op den grond, nooit op den spiegel.

- 28 Jan. Dier in een rechthoek van 65 bij 150 c.m. geplaatst, waarvan de eene wand van 65 centimeter een spiegel is, wijkt op verschillende afstanden van de wanden uit. Bij 20 maal passeeren van den spiegel stoot het dier 13 maal

met den snavel er tegen aan. Toch wijkt de duif ook voor den spiegel op verschillende afstanden uit. Nu eens loopt zij evenwijdig aan haar spiegelbeeld, dan weer zig-zag, nu eens wat dichterbij, dan weer wat verder van den spiegel af. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt de duif steeds op een haar voorgehouden stok. Op een ongemakkelijke onderlaag geplaatst, vliegt het dier eerder naar een ander steunpunt indien het dichtbij is, dan wanneer het zich veraf bevindt.

- 1 Febr. Dier, in verschillend groote vertrekken of rechthoeken geplaatst, volgt zoo nu en dan de wanden, snijdt soms de hoeken af. Soms volgt het de wanden op enkele centimeters afstand, dan weer op 30 of 40 centimeter afstand. In een wit kartonnen cylinder met stralen van $\frac{1}{2}$, 1 en 2 meter volgt het dier niet den wand, maar loopt in verschillende richtingen zig-zag heen en weer, slechts zoo nu en dan den wand volgende.

Vergelijking met normale gekortwielde duiven en andere duiven zonder groote hersenen, korter of langer geleden geopereerd. Ook deze dieren loopen nu eens op dezen, dan weer op genen afstand.

- 3 Febr. Nogmaals getracht constante getallen te vinden bij het uitwijken voor hindernissen van verschillende grootte en vorm en bij het loopen langs de wanden, echter zonder resultaat.

Over een op den grond getrokken breedten witten cirkel loopt het dier zonder aarzelen heen.

- 5 Febr. Pupilreactie op licht: Bij naderen met een voorwerp: + (niet consensueel).

Vluchtreacties: bij naderen van voren op 13 centimeter: + (intrekken van den kop); bij naderen van achteren op 50 centimeter: + (wegloopen en wegvliegen).

Loopt en wijkt uit voor hindernissen.

Vliegt bij wegtrekken van de onderlaag op een ander voorwerp, steeds op de dichtstbijzijnde steunpunten. Verlaat een dun stokje niet, ook niet, wanneer wel andere

steunpunten in de omgeving zijn. Springt niet van een 30 centimeter hoog blokje, wel van lagere blokjes, echter steeds na eenige aarzeling. Struikelt van 2 centimeter hoge blokjes.

- 9 Febr. In een donkere zaal wordt op den grond een lamp opgesteld en de duif met nog enkele duiven zonder groote hersenen op een afstand van enkele meters van de lichtbron geplaatst. De dieren begeven zich rechtuit, recht-aan naar de lichtbron toe. Het looptempo wordt sneller naarmate de dieren meer in de nabijheid van de lamp komen. Op eenigen afstand van de lamp loopen sommige der duiven er zig-zag omheen. De duif bruin en grijs nadert tot op ongeveer een halven meter en blijft in zig-zaglign er enkele malen omheen loopen; soms nadert het dier de lamp tot op 30 centimeter, een ander maal is het 60 à 70 centimeter ervan verwijderd. De reacties der duiven worden in de nabijheid der lamp levendiger. Zij loopen vaak luid koerend om de lichtbron heen en pikken naar lichte en donkere vlekjes op den grond.
- 15 Febr. Pupilvernauwing: op lichtinval en bij naderen van een voorwerp: +.
- Vluchtreacties: bij naderen met een voorwerp van voren op 15 centimeter afstand trekt het dier den kop in. Bij naderen van achteren op 50 centimeter afstand vlucht het dier weg.
- Oogknipreacties: op licht: +, op dreigbewegingen: —. Indruppelen in de oogen van sulfas atropini 2 % heeft verlies van bewegingsdrang tengevolge. Er is echter geen invloed op de pupilgrootte en op de beweeglijkheid der pupillen waarneembaar.
- Oogknipreacties op invallend sterk licht: +.
- Het dier vliegt bij wegtrekken der onderlaag op een dichtbijzijnd voorwerp. Langdurig indruppelen heeft ook na urenlang waarnemen geen merkbaren invloed op de pupilgrootte en op de reacties, alleen blijft de bewegingsdrang den geheelen dag verminderd.

- 16 Febr. Indruppelen van hydrobromas homatropini 2 % heeft een ophouden van den bewegingsdrang tengevolge, echter is geen verandering in de refractie van het oog waarneembaar, ook vliegt het dier nog na wegtrekken van de onderlaag op dichtbijgelegen steunpunten.
- 17 Febr. Indruppelen van hydrochloras euphthalmini 10 % heeft geen verandering in de pupilreacties ten gevolge, wel weer verminderden bewegingsdrang. Adrenaline $\frac{1}{1000}$ heeft evenmin invloed op de pupilreacties.
- 18 Febr. Indruppelen van sulfas atropini $\frac{1}{2}$ —2 %, 5 %, 10 %, zelfs van een 20 % oplossing heeft geen invloed op de pupilgrootte en refractie van het oog, wel verlies van bewegingsdrang, braken, protrusio bulbi en sluiten der oogen ten gevolge.
- 20 Febr. Per os toedienen van sulfas atropini, hydrobromas homatropini, heeft na enkele minuten heftig braken en verlies van bewegingsdrang ten gevolge. Het dier vliegt bij wegtrekken van de onderlaag op een dichtbijzind voorwerp. Vluchtreacties zijn niet na te gaan, daar het dier stil in elkaar zit en weinig prikkelbaar is.
- 22 Febr. Injectie van 1 en 2 % sulfas atropini (intramusculair). Vliegt bij wegtrekken van de onderlaag op een ander voorwerp. Trekt den kop in bij naderen met de hand van voren. Vlucht weg bij naderen van achteren.
- 24 Febr. Skiaskopisch de refractie bepaald van normale duiven en duiven zonder groote hersenen na indruppelen van: sulfas atropini $\frac{1}{2}$ —10 %, hydrobromas homatropini 2—10 %, hydrochloras euphthalmini 5—10 %. Steeds wordt een wisselende refractie gevonden van 2 dioptrieën hypermetropie tot emmetropie.
- 26 Febr. Steeds weer proeven met indruppelen van de verschillende bovengenoemde middelen. Slechts is een duidelijke vermindering van den bewegingsdrang te constateeren.

Onmiddellijk na het indruppelen treedt wel een pupilvernaauwing op, maar dit is ook het geval als het oog met water wordt ingedruppeld.

- 3 Mrt. Het dier wordt op blokjes van verschillende hoogte geplaatst en springt eerst na langen tijd van een blokje van 30 centimeter naar den grond. Veel eerder daarentegen van een blokje van 10 centimeter. Worden drie blokjes naast elkaar geplaatst en de duif op het hoogste der drie gezet, dan tracht het dier steeds via de andere blokjes den grond te bereiken. Tusschen de sprongen van het eene blokje naar het andere kunnen minuten verlopen. Vervolgens wordt een blokje van 20 centimeter hoogte in een grooten zinken bak met water geplaatst en het dier op het blokje gezet. Tot een naar beneden en in den bak springen komt het nu niet. Plaatsen wij den bak echter in een gedeelte van de zaal met gedempt licht, zoodat geen vensters of schel daglicht er in weerkaatsen, dan springt het dier nu wel in den bak. In tegenstelling met een normale duif, loopt het dier door den bak met water rond, zoo nu en dan met den snavel in het water pikkend. Ook wanneer slechts 1 à 2 centimeter water in den bak staat, pikt het dier naar het water. Ook treden vaak pikreacties op als men den rugkant der teenen aanraakt. Nimmer tracht de duif uit den bak met water te vliegen en blijft er uren lang in rond loopen. Normale gekortwiekte duiven trachten uit het water te komen en fladderen tegen de wanden van den bak.
- 26 Mrt. Indruppelen van adrenaline en pilocarpine heeft geen invloed op de pupilgrootte, maar remt den bewegingsdrang en veroorzaakt braken. Eserine (sol. salicylas eserine $\frac{1}{4}$ %) geeft bij duiven zonder groote hersenen, evenals bij normale, een duidelijke vernauwing van de pupil. Het dier vliegt na indruppelen van het linker oog met geheel naar links gewenden kop, zoodat het rechter niet ingedruppelde

oog naar voren wijst. De duif vliegt nu steeds linksom en landt op links van haar gelegen steunpunten.

Bij naderen van het linker oog van voren en terzijde met de hand vertoont het dier *een buitengewoon levendigen vluchtreflex*, als de hand tot op een afstand van 10 à 12 centimeter het oog genaderd is. Bij naderen van het rechter oog van voren en terzijde reageert het dier slechts met een intrekken van den kop. Nadert men het linker oog van achteren en terzijde, dan kan men thans met den vinger tot op de cornea naderen, zonder dat een vluchtreactie optreedt.

Bij het andere, niet ingedruppelde oog vertoont zich de vluchtreactie als gewoonlijk afhankelijk van het naderen van voren of van achteren op wisselende afstanden. De reactie is hierbij niet uitgesproken sterk. Worden beide oogen ingedruppeld, dan vliegt het dier bij wegtrekken der onderlaag met den kop recht vooruit en komt ook dan op verschillende steunpunten en goed aan.

27 Mrt. Proeven met indruppelen van eserine herhaald. Ook nu weer levendige vluchtreacties. Skiaskopisch wordt een myopie van 4—5 dioptrieën gevonden.

2 Dec. Het dier loopt en wijkt uit voor hindernissen. Vliegt bij wegtrekken der onderlaag op de dichtstbijzijnde voorwerpen (ook op den schouder of het hoofd van zich in de zaal bevindende personen wordt geland).

Vluchtreacties: +.

Pupilvernauwing bij naderen met een potlood of vinger: +.

Pupilvernauwing bij invallen van schel licht in het oog: +.

Van het niet verlichte oog vernauwt zich de pupil slechts even, als het andere verlicht wordt.

8 Dec. Springt van blokjes van verschillende hoogte, waarbij wederom de afstand tot het lagere niveau van invloed blijkt te zijn. Het dier springt niet op den spiegel.

Vluchtreacties: +.

Afweer- en correctiebewegingen: + (levendig).

3 Jan. 1932. Pupilreacties: +.

Oogknipreacties op licht: +.

Oogknipreacties op dreigbewegingen achter een glas-
plaat: —.

Loopt en wijkt uit voor koorden enz.

Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier steeds
op dichtstbijzijnde voorwerpen.

7 Jan. Gewicht 350 gram. Autopsie. (Fig. III).

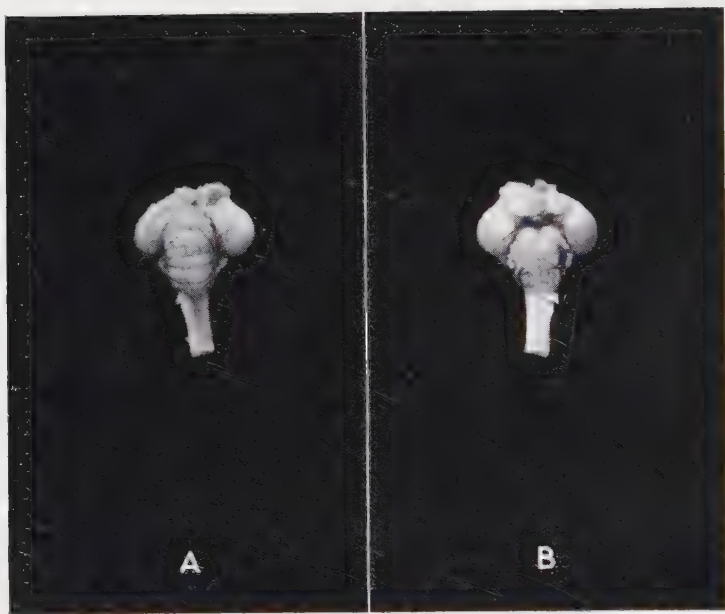


Fig. III.

Resteerende hersendeelen, natuurlijke grootte.

A. Van de dorsale zijde gezien.

B. Van de ventrale zijde gezien.

Duif, donker met grijze randen. Gewicht 350 gr. Merkteeken O. H.

- 2 Oct. 1930. Aethernarcose. — *Exstirpatie der groote hersenen* — (*hemisferen en corpora striata*).
Het dier zit voortdurend in den pathologischen ruststand.
Weinig bloedverlies. Braakt niet.
- 7 Oct. Zit nog steeds in den ruststand.
Gedurende eenige dagen wordt het dier weinig gevoederd.
- 9 Oct. Loopt door de zaal, vooral langs de wanden, op afstanden van 15 tot 30 centimeter van den muur. Wijkt uit voor verschillende hindernissen. Agraves verwijderd.
- 16 Oct. Loopt door de zaal en wijkt uit voor hindernissen. Vliegt na wegtrekken van de onderlaag soms tegen den muur. Steeds worden de dichtstbij gelegen voorwerpen als nieuw steunpunt genomen. Ook vliegt het dier vaak naar personen met een witte jas aan en naar den witten gootsteen.
- 20 Oct. Loopt door de zaal en wijkt uit voor hindernissen. Op een tafel geplaatst, loopt het dier deze verscheidene malen rond, de randen op enkele centimeters afstand vermijgend. Op blokjes van verschillende hoogte geplaatst, springt het dier niet naar beneden. Blijft corrigeeren op het dunne in scharnieren beweeglijke stokje. Verlaat ook een dikken, om zijn lengte-as ronddraaienden, bamboestok niet, zelfs niet wanneer een tafelblad of rek op enkele centimeters van het dier verwijderd is.
- 25 Oct. Dier zit stil in den typischen ruststand, de veeren blijven echter glad tegen het lichaam aan. Gewicht 325 gram.
- 26 Oct. Zit nog steeds stil en loopt niet.
Afweer- en correctiebewegingen wel aanwezig maar niet levendig. Wordt regelmatig gevoederd met kiemende zaden.

- 1 Nov. Nog steeds weinig beweeglijk, loopt slechts enkele passen en zit het grootste gedeelte van den dag in den typischen ruststand. Gewicht 330 gram.
- 15 Dec. Het dier loopt verscheidene malen achtereen de kooi rond, daarbij het vogelgaas op enkele centimeters afstand uit den weg gaand. Op een tafel, waar touwhekjes op geplaatst zijn, gaat het dier dezen steeds uit den weg, stoot zich echter zeer frequent tegen zwart naaigaren, zelfs als dit 4 of 5 dubbel gespannen is. Wordt de onderlaag onder het dier weggetrokken, dan vliegt het steeds op het dichtstbijzijnde voorwerp. Landt hierbij op den schouder van een der bij de proeven aanwezige personen en verlaat dit steunpunt niet, ondanks de bewegingen, welke gemaakt worden om het dier af te schudden. Op een blokje van 10 à 12 centimeter geplaatst, vliegt de duif niet naar beneden, maar komt wel vaak door misstappen in de lucht en vliegt dan naar den grond.
- 19 Dec. Het dier loopt door de zaal en gaat andere duiven uit den weg. Ontvlucht, zelfs soms door op te vliegen, een naderende hand. Op een blokje van 10 centimeter, op een dun stokje of zelfs op den vinger geplaatst, vlucht het dier niet weg, ook niet wanneer het met veel bewegingen genaderd wordt. Op een vlakke onderlaag loopt en fladdert het dier daarentegen wel weg, als men het van achteren af nadert. Dit is het geval op afstanden van $1\frac{1}{2}$ —1 meter. Nadert men plotseling snel van achteren tot dichtbij de cornea, dan blijft de vluchtreactie meestal achterwege. Bij naderen van de hand van voren, trekt het dier op een afstand van 12—15 centimeter slechts den kop in, nooit komt het nu tot een wegvluichten. Het dier is op deze wijze steeds gemakkelijk te vangen.
- 2 Jan. 1931. Loopt en kijkt uit voor hindernissen. Stoot zich echter voortdurend tegen een heldere glasplaat. Wijkt

wel uit voor een spiegel, hoewel deze soms ook zeer dicht genaderd wordt.

Het dier stoot er echter niet, zooals normale duiven, tegen aan.

- 4 Jan. Loopt en wijkt uit voor hindernissen. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier steeds op een steunpunt. Vliegt enkele malen achtereen bij wegtrekken van de onderlaag naar een raam in het plafond en blijft daar omheen vliegen, tot het eindelijk tegen een muur botst en hierlangs naar beneden glijdt, waarna het dier uitgeput op den grond aankomt.

Vluchtreacties: bij naderen van achteren op $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$ meter: + (wegloopen en wegvliegen over den grond), bij naderen van voren op 13 à 15 centimeter: + (intrekken van den kop).

- 6 Jan. Bij wegtrekken van de onderlaag vliegt het dier weer in de richting van het zolderraam en blijft daarom heen cirkelen, tot het ten slotte tegen den muur vliegt. Het dier wordt nu in een geheel donkere kamer gebracht, waarin zich in het midden van het plafond een lamp bevindt. Wordt de onderlaag weggetrokken, terwijl de zaal donker is, dan vliegt het dier met gestrekte pooten en uitgespreide teenen naar den grond, daarbij tegen de verschillende hindernissen aanbotsend. Is het licht aangedraaid, dan vliegt de duif naar een lichtplek op den grond of op den muur. Enkele malen vliegt het dier echter naar de lamp toe, verandert, op eenigen afstand hiervan gekomen, de richting en vliegt ongeveer cirkelvormig om de lamp heen, tot het tegen een muur aanbotst en naar den grond zakt.

- 8 Jan. Pupilreacties.

Vernauwing op invallen van schel licht: +. Ook van het niet-verlichte oog vernauwt zich de pupil, maar deze vernauwing is van korteren duur. Bij lichten druk in de omgeving van het oog en bij iederen lidslag eveneens vernauwing van de pupil.

Oogknipreacties:

op invallend schel licht: + (dubbelzijdig),

op aanraken van de cornea: +,

op dreigbewegingen achter een glasplaat: —.

Vluchtreacties: bij naderen van achteren op $1\frac{1}{2}$ à $\frac{1}{2}$ meter: + (wegloopen en -vliegen),

bij naderen van voren op 15 centimeter: + (intrekken van den kop).

Afweer- en correctiebewegingen: + (levendig).

10 Jan. Pupilvernauwing van het oog bij naderen met een potlood: +.

Deze vernauwing treedt op een afstand van ongeveer 15 centimeter van het oog op. De reactie is niet consensueel. Ook bij normale duiven is geen consensueele pupilreactie waarneembaar.

20 Jan. Loopt en kijkt uit voor hindernissen. Pikt zoo nu en dan naar een wit knopje van een op den grond liggende isolatieplank.

Draaien op de draaischijf: duidelijke kopnystagmus met den snellen component in de richting van het draaien. Geen nanystagmus.

Wordt de cylinder met verticale strepen om het dier heengedraaid, dan treedt een nystagmus op met den langzamen component in de draairichting van den cylinder en de snelle phase tegengesteld. Nanystagmus: +? Cylinder met verticale strepen op draaischijf geplaatst en met de schijf meedraaiende: duidelijke nystagmus en nanystagmus.

Tijdens het draaien naar rechts: nystagmus met snelle phase naar rechts. Na ophouden met draaien, is de snelle phase naar links gericht.

Op een wagentje gezet en voortgereden, vertoont het dier midden in het vertrek meestal geen rythmische kopbewegingen, daarentegen wel als het dier langs de wanden gereden wordt.

- 21 Jan. Het dier springt van kleine blokjes tot maximale hoogte van 15 centimeter steeds bijna zonder aarzelen naar beneden, daarentegen nooit van een blokje, dat op een spiegel geplaatst is, zelfs niet als dat blokje slechts enkele centimeters hoog is.

Ook verzet het dier de pooten niet als het op den, op den grond liggenden, spiegel geplaatst wordt. Een enkele maal vliegt het dier van den spiegel af op den vloer. Het dier op den spiegel (70 bij 70 centimeter) geplaatst op een afstand van ± 20 centimeter van een der randen, verzet zoo nu en dan een poot in de richting van den rand, die het dichtst bij den vloer is. Na zeer langen tusschentijd verzet de duif nogmaals een poot. Eerst echter „als het ware tastend”, namelijk den poot voorzichtig neerzettend en weer terugtrekkend. Dichterbij den rand gekomen, buigt het dier zich voorover naar den grond en pikt met den snavel enkele malen tegen den grond, naast den spiegel.

Na nog enkele passen gemaakt te hebben is het dier nu op den, niet door een spiegel bedekten, grond aangekomen en gaat nu in het normale snelle tempo loopen.

- 21 Jan. Met den oogspiegel wordt geen verschil in refractie gevonden tusschen de oogen van normale duiven en die van duiven zonder groote hersenen.

- 25 Jan. Duidelijke optische kopnystagmus en kopnanystagmus bij draaien van een cylinder met verticale strepen om het dier heen.

Spiegelproeven: Het dier springt niet van blokjes op een spiegel, loopt niet over den spiegel heen.

Ook wanneer in den spiegel geen blinkende of heldere voorwerpen weerkaatsen, zooals ramen, lampen enz., springt het dier niet op den spiegel. Is boven den kop van het dier een horizontaal scherm gespannen, dan loopt het nu wel over den spiegel heen, maar op blokjes geplaatst springt het niet naar beneden. Het horizontaal gespannen scherm is echter zoo hoog geplaatst, dat het

dier niet met den kop er tegenaan stoot. Door het scherm wordt de bewegingsdrang vaak verminderd.

- 26 Jan. Het dier stapt zonder aarzelen van blokjes van 5 centimeter hoogte op den grond, na eenige aarzeling van 10 centimeter hooge blokjes, na langer durende aarzeling van een 15 centimeter hoog blokje en na zeer lange aarzeling van een blokje van 20 centimeter hoogte. Nimmer stapt het dier van een 30 centimeter hoog blokje, wel maakt het telkens aanstalten naar beneden te vliegen, maar hiertoe komt het zelfs na zeer lang observeeren niet. Door de zaal loopend, verandert het dier, bij een grooten, op den grond liggenden spiegel gekomen, plotseling van richting en loopt enkele malen om den spiegel heen. zonder er ook maar éénmaal op te stappen.
- 27 Jan. Pikt enkele malen tegen een voorgehouden potlood of ander voorwerp. Het dier wordt op een blokje van 10 centimeter hoogte in den glanzend witten gootsteen geplaatst. Na een lange aarzeling springt het dier tenslotte in den bak en loopt voorzichtig pasje voor pasje hierin rond, stoot tijdens het loopen weer tegen het blokje en stapt hierop (waarschijnlijk een correctiebeweging t.g.v. den druk van het blokje tegen de borst!).
Op het blokje in den witten gootsteen gezeten, pikt het dier enkele malen in de lucht of op den rand van het blokje.
Op den grond loopend pikt het dier naar een wit karton. Ook pikt het dier tegen de voorgehouden hand of een voorgehouden voorwerp.
- 28 Jan. Het dier loopt de zaal rond, nu eens de wanden volgend, dan weer dwars overstekend. Wij hebben getracht na te gaan of er eventueel een constante afstand kon worden gevonden, waarop het dier van de wanden verwijderd bleef en of er bij het uitwijken voor hindernissen bepaalde afstanden zijn, waarop het dier de hindernis omgaat. Hiertoe wordt het dier in een rechthoek ge-

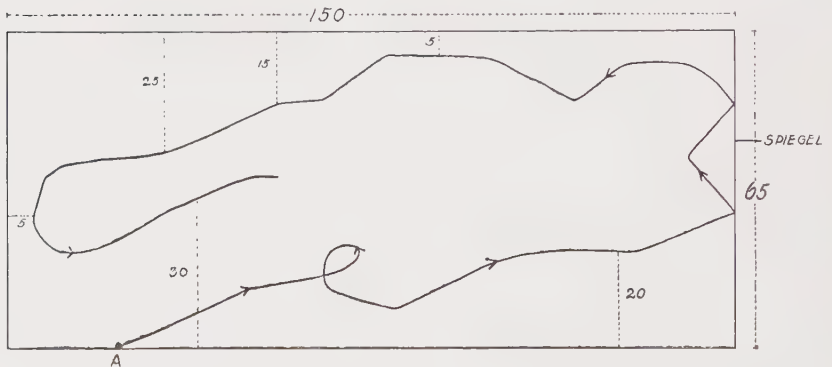
plaatst, gevormd door 4 houten wanden. De rechthoek is 65 centimeter breed en 150 centimeter lang. Het dier loopt hierin rond op zeer wisselende afstanden van de wanden. De afstand, waarop de duif van den wand verwijderd blijft, varieert van een halven meter tot enkele centimeters.

Telkens worden op andere afstanden de wanden gevolgd. De afstand, waarop het dier van den wand verwijderd bleef, werd hierbij gemeten vanaf den kop. De afstand van de pooten tot den muur vormt natuurlijk een minder nauwkeurigen maatstaf voor den invloed van afstand op optische reacties, des te meer daar de kop tijdens het loopen voortdurend in verschillende richtingen bewogen wordt en de pooten niet al deze bewegingen volgen.

Wordt één van de wanden door een spiegel vervangen, dan wijken de dieren ook voor dezen spiegelwand uit, zulks in tegenstelling met normale duiven, die òf trachten langs hun eigen spiegelbeeld heen te komen òf heftig beginnen te koeren en zelfs naar hun spiegelbeeld pikken. Aanvankelijk maakt het den indruk, dat de duiven zonder groote hersenen voor den spiegel geheel eender uitwijken als voor andere voorwerpen. Bij nauwkeurig waarnemen blijkt echter, dat van de 10 maal, dat de duif den spiegel passeert, het dier 7 maal nadert tot op enkele millimeters afstand en slechts 3 maal uitwijkt op ± 10 centimeter afstand. Bij den houten wand gekomen, nadert het dier daarentegen 5 maal op enkele centimeters en wijkt 5 maal reeds op ± 20 centimeter uit. In 't algemeen is bij den spiegel een naderen op korteren afstand waar te nemen. Vaak blijkt, dat het dier aan den spiegelwand zelfs herhaalde malen met den snavel tegen het glas aantikt. Van 20 maal den spiegel passeeren blijkt het zelfs 11 maal met den snavel juist even het glas aan te raken. Normale dieren reageeren, afhankelijk van de omstandigheden, verschillend. Zoo trachten zij, als zij gejaagd worden, langs hun spiegelbeeld heen te komen. Een bronstige doffer vliegt heftig pikkend naar zijn beeld toe,

29 Jan. Het dier loopt zoo nu en dan langs den spiegel evenwijdig aan zijn eigen spiegelbeeld, op afstanden van 5 tot 10 centimeter er van verwijderd blijvend. Verder dezelfde proeven met eenige andere duiven zonder groote hersenen als op 28 Jan. '31. Ook nu zijn de afstanden waarop de dieren voor de wanden uitwijken sterk wisselend.

2 Febr. De duif wordt in een rechthoek geplaatst, waarvan één wand door een spiegel gevormd wordt. De duif in A geplaatst, loopt op wisselende afstanden van de wanden en stoot zoo nu en dan met den snavel tegen den spiegel. De rechthoek is 65 bij 150 centimeter. De weg, dien de duif aflegt, is in onderstaande figuur aangegeven.



9 Febr. Het dier in een donkeren hoek van de zaal geplaatst, begeeft zich naar een op den grond geplaatste lamp en loopt er omheen.

15 Febr. Duif in een wagentje voortgetrokken vertoont rythmische bewegingen van den kop met de snelle phase in de richting van voortbewegen. Als het dier vooruit rijdt gaat de kop telkens met schokkende bewegingen naar voren. In een kistje met hooge wanden, zoodat de kop niet boven de wanden uitsteekt, treden de rythmische kopbewegingen niet op (evenmin treden de bewegingen op bij blinde duiven). Trekt men twee

vlakken met verticale strepen langs het dier heen, dan gaat de kop een eindje met de strepen mee en schiet met een ruk terug. Worden de wanden in de richting van den kop vooruitgetrokken, dan strekt het dier den hals, de kop gaat naar voren, maar schiet weldra weer in den normaalstand terug. Soms draait het dier om en gaat tegen de richting der bewegende wanden in loopen.

16 Febr. Er valt een donkere schaduwstreep op den muur, $\pm$ 30 centimeter van den grond. De duif vliegt er „spontaan” op toe, telkens als zij bij de streep komt.

20 Febr. Waarnemingen als op 16 Febr.

Nystagmusproeven; draaien van de schijf naar rechts.

Het dier staat vrij op de schijf: nystagmus naar rechts, geen nanystagmus.

Omgeven door effen cylinder: nystagmus naar rechts, nanystagmus naar links.

Omgeven door op de schijf geplaatsten cylinder met strepen: nystagmus naar rechts, sterke nanystagmus naar links.

Omgeven door tegengesteld draaienden cylinder met strepen: nystagmus naar rechts, geen nanystagmus.

Omgeven door in dezelfde richting draaienden cylinder, maar de cylinder draait sneller dan de schijf: nystagmus naar links, nanystagmus eveneens naar links.

24 Febr. Het dier wordt op de draaischijf geplaatst voor een zich hierop bevindenden spiegel. Er treedt nu soms wel en soms geen nystagmus tijdens het draaien op, wel steeds een nanystagmus. Het blijkt merkwaardigerwijze, dat, wanneer bij het draaien naar rechts de spiegel eenigszins links van het dier geplaatst is, er steeds wel een nystagmus optreedt, wanneer het dier of de spiegel een anderen stand heeft, niet.

26 Febr. Indruppelen der oogen met sulfas atropini 2 %, hydrobromas homatropini 2 %, hydrochloras euphthalmi 5 %,

heeft geen verandering in de pupilgrootte ten gevolge. Skiaskopisch wordt voor en na het indruppelen geen verandering in refractie gevonden. Wel knippen de dieren zeer veel met de oogleden, verliezen hun bewegingsdrang en worden minder actief. Ook reageeren zij minder duidelijk op naderende voorwerpen. De afweer- en correctiebewegingen zijn niet zeer levendig. Vooral na indruppelen van atropine braakt het dier frequent. Ook bij normale duiven is geen invloed van de genoemde middelen op de grootte van de pupil en op de refractie vast te stellen.

26 Mrt. Bij indruppelen der oogen met pilocarpine van $\frac{1}{2}$ of 2 %, zelfs van een 10 % oplossing, is geen invloed op de pupilgrootte en op de refractie waar te nemen. Wel weer treden er verlies van bewegingsdrang en braken op.

Eserine heeft reeds in geringe concentraties een vernauwing van de pupil ten gevolge, ook thans treden braken op en verlies van bewegingsdrang, bovendien een zeer frequent knippen met de oogleden. Bij naderen met een voorwerp op een afstand van ongeveer 15 centimeter, vertoont het dier dan plotseling een zeer sterken vluchtreflex, schiet voor de naderende hand terug en klapt met de vleugels tegen den grond. Deze vluchtreactie is levendiger dan tot nog toe bij onze duiven zonder groote hersenen is waargenomen.

20 Nov. Dier in goeden toestand. Tot voor enkele weken was de schedelhuid, vanaf de operatie, steeds zonder veeren gebleven. Nadat een rond hard zwart knobbeltje (bloedstolsel) van onder de schedelhuid spontaan is uitgestooten, hebben zich op den kop nieuwe veeren ontwikkeld. Hierdoor is thans de schedelhuid met nieuwe veeren bedekt.

Afweer- en correctiebewegingen zijn levendig. Het dier wordt nog dagelijks gevoederd met kiemende zaden. Ook water moet steeds worden toegediend, daar het dier niet

spontaan drinkt, zelfs niet als men den kop in het water steekt. Het dier maakt dan afweerbewegingen, slikt echter niet. (Een eend zonder groote hersenen drinkt wel, d. w. z. als men het dier met den snavel in het water houdt, maakt het slikbewegingen).

- 21 Nov. Loopt en kijkt uit voor hindernissen. Ook voor touwhekjes gaat het dier opzij, stoot zich daarentegen herhaalde malen tegen zwart garen. Onder een glazen bak geplaatst, stoot het dier herhaaldelijk tegen de wanden aan. Vliegt bij wegtrekken van de onderlaag steeds op een dichtbijzijnd voorwerp en vermijdt de muren. Wordt de onderlaag op korten afstand van den muur onder de duif weggetrokken, dan vliegt zij herhaaldelijk tegen den muur aan. Dit is ook het geval op het einde van een reeks proefnemingen. Steeds worden de meest vreemde voorwerpen als steunpunt genomen. Het dier vlucht niet weg voor een naderenden hond of kat.
- 23 Nov. Het dier springt bijna zonder aarzelen van 5 of 10 centimeter hooge blokjes, na langer aarzelen van 15 en 20 centimeter hooge blokjes. Zelden springt het dier van 30 à 40 centimeter hooge blokjes. Nooit van een blokje van 50 centimeter. Worden de blokjes op een spiegel geplaatst, dan springt het dier in het geheel niet naar beneden, wel wiegt het op het blokje heen en weer, tot een afspringen komt het echter niet. Valt schel licht in den spiegel, dan draait het dier in het rond, nadert nu de randen van het blokje niet, knijpt de oogen dicht en neemt den ruststand aan.
- 25 Nov. Nystagmusproeven als op 20 Febr. '31 herhaald met hetzelfde resultaat.
- 2 Dec. Loopt en kijkt uit. Ontwijkt de schaduwen op den grond, als deze breede vlakken vormen. Over een smalle schaduwstreep wordt echter heengelopen. Wordt een

donkere schaduw op den muur geworpen en de duif van haar onderlaag verdreven, dan vliegt het dier steeds naar den muur en botst er tegen aan.

- 4 Dec. Pupilreacties: Op invallen van schel licht (vernauwing): $+$.
 Het niet-verlichte oog vertoont ook een pupilvernauwing, maar van korteren duur.
 Ook bij iederen lidslag treedt er vernauwing van de pupil op.
 Duidelijke pupilvernauwing bij naderen met een potlood of vinger. Deze „accomodatieve” reactie is niet consueel.
 Oogknipreacties: Op invallend licht: $+$ voor beide oogen.
 Op dreigbewegingen achter een glasplaat: —.
 Vluchtreacties: Bij naderen van achteren op ± 1 meter vliegt de duif soms reeds weg, bij naderen van voren trekt het dier op ± 15 centimeter den kop in, maar loopt niet weg.
 Levendige afweer- en correctiebewegingen.
- 15 Dec. Nystagmusproeven herhaald met hetzelfde resultaat als op 20 Febr. '31.
 Inwerpen van schel licht in het oog heeft, behalve pupilvernauwing en knipreactie, een afwenden van den kop van de lichtbron ten gevolge. Het dier draait met den rug naar de lichtbron toe.
- 1 Jan. 1932. Toestand goed. Gewicht 360 gram.
 Loopt en kijkt uit voor hindernissen.
 Vluchtreacties op van voren naderende voorwerpen eerst op 15 centimeter, op naderen van achteren reeds op grooteren afstand.
 Pupilreacties op licht en bij naderen met een voorwerp: $+$.
 Afweer- en correctiebewegingen levendig.
 Het dier springt naar een lager gelegen niveau, als dit niet meer dan 25 centimeter lager is.

Voorts vliegt het steeds op de dichtstbijgelegen steunpunten, wanneer de onderlaag wordt weggetrokken.

10 Jan. Autopsie (fig. IV).

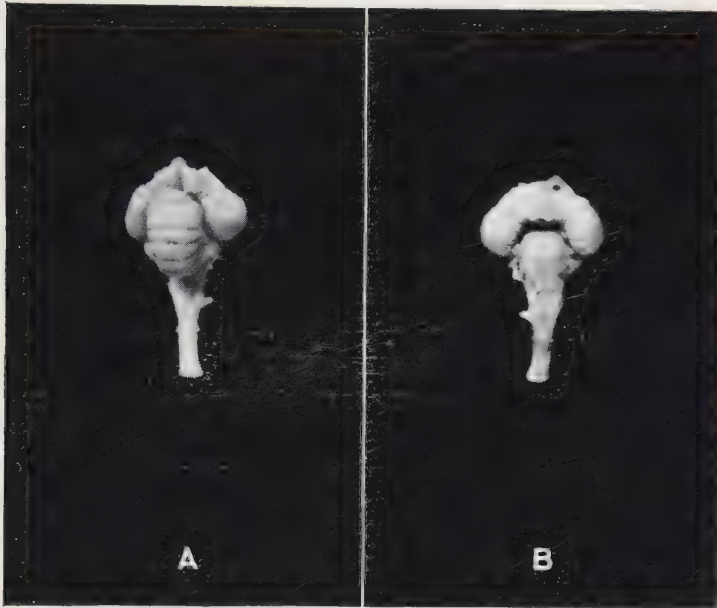


Fig. IV.

Resteerende hersendeelen, natuurlijke grootte.

A. Van de dorsale zijde gezien.

B. Van de ventrale zijde gezien.

OVERZICHT GECITEERDE LITERATUUR.

1. M. Bartels. Ueber corticale Augenabweichungen und Nystagmus, sowie über das motorische Rindenfeld für die Augen und Halswender. Klin. Monatschrift für Augenheilkunde. Deel 62, 1919, blz. 673.
2. J. Beritoff. Ueber die individuell erworbene Tätigkeit des Zentralnervensystems bei Tauben. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Deel 213, 1926, blz. 370.
- 2a. ——— Ueber die individuell erworbene Tätigkeit des Zentralnervensystems bei Tauben. Journal für Psychologie und Neurologie. Deel 30, 1924, blz. 217.
3. Georges Bohn. La nouvelle psychologie animale. Parijs, Felix Alcan, 1911, blz. 57.
4. G. V. Th. Borries. Fixation und Nystagmus. Th. Linds, Copenhagen, 1926.
5. E. Th. Brücke. Hemmung. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie mit Berücksichtigung der experimentellen Pharmakologie. Band 9, Juni 1924, blz. 664.
6. F. J. J. Buytendijk. Proeven over gewoontevorming bij dieren. Dissertatie. Utrecht, 1918.
7. ——— Psychologie der dieren. Erven F. Bohn. Haarlem, 1920.
8. L. Edinger. Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirnes. Das Vorderhirn der Vögel. Abhandlungen, herausgegeben von der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft. Band 20, 1903, blz. 343.
9. J. R. Ewald. Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavus. Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1892.
10. M. H. Fischer und C. Veits. Ueber optokinetisch ausgelöste Körperreflexe beim Menschen. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Band 219, 1928, blz. 580.
11. V. Franz. Das Peeten, der Fächer, im Auge der Vögel. Biologisches Zentralblatt. Deel 28, 1908, blz. 449.

12. F. Goltz. Ueber die Verrichtungen des Groszhirns. Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere. Deel 13, 1876, blz. 1.
13. ——— Idem. Deel 14, 1877, blz. 412.
14. ——— Idem. Deel 20, 1879, blz. 14.
15. ——— Idem. Deel 34, 1884, blz. 451.
16. ——— Idem. Deel 42, 1888, blz. 419.
17. O. Gross. Untersuchungen über das Verhalten der Pupille auf Licht-einfall nach Durchschneidung des Sehnerven beim Hund. Pflügers Archiv für Physiologie. Band 112, 1906, blz. 302.
18. P. de Haan. Eenige reacties op progressieve bewegingen. Ned. Tijdschrift voor Geneeskunde. 1929, 2e helft, blz. 5947.
19. C. Hess. Gesichtssinn. Handbuch der Vergleichenden Physiologie von Hans Winterstein. Band IV, 1913, blz. 555.
20. G. Jelgersma. De oorsprong der motorische oogzenuwen bij de vogels. Psychiatrische en Neurologische bladen. 1897, blz. 22.
21. M. F. Jolyet. Présentation d'un pigeon décérébré depuis cinq mois. Comptes rendus des séances et memoires de la Société de Biologique, 1902, blz. 878.
22. H. J. Jordan. Das Lichtsinnesorgan. Allgemeine Vergleichende Physiologie der Thiere. Berlijn. W. de Gruyter en Co., 1929.
23. O. Kalischer. Ueber Grosshirnexstirpation bei Papegaaien. Sitzungsber. d. Preuss. Acad. d. Wiss. vom 5. Juli 1900. Fortschritte d. Medizin. Band 18, no. 33, 1900, blz. 722.
24. ——— Sitz. ber. d. Kgl. preuss. Acad. der Wiss. vom 12. April 1901. Anhang zu Abhandl. der Kgl. preuss. Acad. der Wiss. in Berlin, 1905, blz. 641.
25. A. de Kleyn. Einige experimentell-klinische Bemerkungen über die kalorische Reaktion. Archiv für Ohren-, Nasen- und Kehlkopfheilkunde. Band 122, 1929, blz. 170.
26. G. Kieser. Ueber die Metamorphose des Thierauges. Ophthalmologische Bibliothek, herausgegeben vom D. Karl. Himly. Deel II, 1803, blz. 73.
27. J. Loeb. Beiträge zur Physiologie des Grosshirns. Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie. Band 39, 1886, blz. 265.

28. — Ueber die Summation heliotropischer und geotropischer Wirkungen bei den auf der Drehscheibe ausgelösten compensatorischen Kopfbewegungen. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie*. Deel 116, 1907, blz. 360.
- 28a. J. Loeb. Die Tropismen. *Handbuch der vergleichenden Physiologie von Hans Winterstein*. Band IV, 1913, blz. 451.
29. F. von Lucanus. *Zugvögel und Vogelzug*. Berlin. Julius Springer, 1929.
30. S. S. Maxwell. *Labyrinth and Equilibrium*. J. B. Lippencott Company. Philadelphia and London.
31. K. Möbius. Können die Tiere Schönheit wahrnehmen und empfinden? *Sitz. Bericht Akad. Wiss. Berlin*, 1906, blz. 302—310.
32. L. R. Müller. Ueber den Instinkt. Sonderabdruck aus: *Münchener medizinische Wochenschrift* no. 4. J. F. Lehmann. München, 1929.
33. E. Münzer und H. Wiener. Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Centralnervensystems der Taube. *Monatsschrift für Psychiatrie und Neurologie*. Band III, 1898, blz. 379.
34. H. Munk. Zur Physiologie der Grosshirnrinde. *Physiologische Abteilung des Archives für Anatomie und Physiologie*, 1877, blz. 599.
35. — Idem. 1878, blz. 162.
36. A. Noll. Experimentelle Untersuchungen über die Zentrale Innervation der Vogelliris. *Zentralblatt für Physiologie*. Band 28, 1914.
37. — Ueber das Sehvermögen und das Pupillenspiel Groszhirnloser Tauben. *Archiv für Physiologie, Physiol. Abteilung des Archives für Anatomie und Physiologie*. Herausgegeben vom Dr. Max Rubner. 1915.
38. J. Nordmann et Y. C. Lieou. Le Nystagmus opto-cinétique. *Revue d'Oto- Neuro- Ophtalmologie*. Deel VI, no. 2. Febr. 1928, blz. 81.
39. J. Ohm. Ueber den Einfluss des Sehens auf den vestibulären Drehnystagmus und Nachnystagmus. *Zeitschrift für Hals- Nasen- und Ohrenheilkunde*. Band 16, afl. 4, 1926, blz. 259.
40. — Idem. Band 17, afl. 2, 1927, bl. 521.
41. J. Ovio. Anatomie et physiologie de l'oeil dans la serie animale. Paris. Félix-Alean, 1927.
42. N. A. Podkopaew. Die Methodik der Erforschung der bedingten Reflexe. München. J. F. Bergmann, 1926.
43. A. Pütter. Organologie des Auges. Graefe-Saemisch *Handbuch der gesamten Augenheilkunde*. Wilhelm Engelmann. Leipzig, 1908, Band II, Afd. I, blz. 285.

44. G. G. J. Rademaker en A. de Kleyn. Experimenteel onderzoek van den optischen nystagmus. Nederlandsche Keel-, Neus-, Oorheelkundige Vereeniging. 45e Vergadering op 9 en 10 Juni 1928 te Rotterdam. Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde. Tweede helft, no. 44, 1928, blz. 5530.
45. G. G. J. Rademaker und J. J. Gelderblom. Der Zentrale Mechanismus des Blinkreflexes auf Drohbewegungen. Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. 1930.
46. A. Rochon-Duvigneaud. Topographie et fonctions des foveae centrales et des foveae latérales chez les Oiseaux. Annales d'Oculistique. Band 160, 1923, blz. 765.
47. F. Rogers. An experimental study of the corpus striatum of the pigeon as related to various instinctive types of behaviour. Journal of comparative Neurology. Vol. 35, no. I, 1922, blz. 24.
48. M. Rothmann. Berliner Gesellschaft für Psychiatrie und Neurologie. Sitzung vom 10. Mai 1909. Dritte Jahresversammlung der Gesellschaft Deutscher Nervenärzte in Wien vom 17.—19. Sept. 1909. Mendels Neurol. Zentralblatt 1909, 28e jaargang, blz. 614 en 1045.
49. Max. E. G. Schrader. Zur Physiologie des Froschgehirns. Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie. Band 41, 1887, blz. 75.
50. ——— Zur Physiologie des Vogelgehirns. Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie. Band 44, 1889, blz. 175.
51. Schleich. Das Sehvermögen der höheren Tiere. Antrittsrede Tübingen, 1896.
52. E. Steinach. Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. Pflügers Archiv für die gesammte Physiologie. Band 47, 1890, bl. 289.
53. H. W. Stenvers. On the optic (Opto-Kinetic, Opto-Motorial) nystagmus. Acta Oto-laryngologica. Vol. VII, Fasc. 4, 1926, bl. 545.
54. ——— Ueber die klinische Bedeutung des optischen Nystagmus für die zerebrale Diagnostik. Schweizer Archiv für Neurologie und Psychiatrie. Band 14, Afl. II, 1924, blz. 279.
55. W. Trendelenberg. Das zentrale Nervensystem der warmblütigen Tiere: Handbuch der Physiologischen Methodik von Hans Winterstein. 1912, blz. 52.
56. ——— Ueber die Bewegung der Vögel nach der Durchschneidung hinterer Rückenmarkswurzeln. (Ein Beitrag zur Physiologie des Zentralnervensystems der Vögel nach Untersuchungen an Columba-domestica). Archiv für Anatomie und Physiologie, 1906, blz. 1—126.

57. ——— und A. Kühn. Vergleichende Untersuchungen zur Physiologie des Ohrlabirinthens der Reptilien. Archiv für Anatomie und Physiologie (Physiologische Abteilung) 1908.
 58. A. Tschermak. Studien über das Binokularsehen der Wirbelthiere. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere. Band 91, 1902, blz. 1.
 59. E. H. Weber. Summa doctrinae de motu iridis Lipsia. 1851.
 60. E. Wlotzka. Die Synergie von Akkommodation und Pupillen-Reaktion. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie. Band 107, 1905, blz. 174—182.
 61. H. E. Ziegler. Der Instinktbegriff einst und jetzt. Gustav Fischer, Jena 1920.
-

STELLINGEN.

STELLINGEN.

I.

De banen van den oogknipreflex op dreigbeweging en van de optische „Stehbereitschaft’’ verlopen bij katten over de sensorische schors.

II.

De maximum stand van de tonische labyrinthreflexen van Magnus en de Kleyn moet worden uitgebreid tot een excitatiezone.

III.

Het laat komen van de hinkreactie bij dieren zonder cerebellum is geen gevolg van een langere latentie.

IV.

Bij de behandeling van uitgebreide haemangiomen is de injectie-therapie met varico-calorose aan te bevelen.

V.

Het onderbinden van de vena jugularis bij sinusthrombose is niet gewenscht.

VI.

Men beproeve, bij lijders aan parkinsonisme na encephalitis epidemica, steeds een Hirsau'er atropinekuur.

VII.

De tang van Fackeldey is te verkiezen boven die van Naegеле.

VIII.

In de oogheelkunde is een oplossing van percaïne 1‰ een zeer goed lokaal anaestheticum.

IX.

Uit het ontbreken van eenige objectieve afwijking van het circulatieapparaat, zelfs bij het meest volledige onderzoek, mag niet de gevolgtrekking worden gemaakt, dat een intensieve lichamelijke inspanning zonder ernstige bezwaren kan worden doorstaan.

